



**ED des Sciences Mathématiques de Paris Centre & CED Sciences
et Techniques
UMMISCO/LMPD-Marrakech**

THÈSE

présentée pour obtenir le grade de :
Docteur en Mathématiques

Modèles de Dynamique des Populations dans un Environnement Aléatoire

Par
Abdelkarim Ed-Darraz

Dirigée par Nicolas Bacaër et Mohamed Khaladi

Présentée et soutenue publiquement le 19/11/2015
Devant un jury composé de : Présentée et soutenue publiquement le 19/11/2015

- Président : M. Lhassan, Hbid, PES-Université Cadi Ayyad,
- Examineur : M.A. Aziz, Alaoui, Professeur de Mathématiques (PR-CEx1)-
Université du Havre,
- Examineur : Pierre, Auger, DR exceptionnel-IRD,
- Examineur : Nicolas, Bacaër, CR-IRD habilité UPMC,
- Examineur : Youssef, Elfoutayeni, PES-Université Hassan 2,
- Examineur : Mohamed, Khaladi, PES-Université Cadi Ayyad,
- Examineur : Lahcen, Maniar, PES-Université Cadi Ayyad,

Table des matières

1	Introduction générale	11
1.1	Modèle général	11
1.1.1	Modèle déterministe général	12
1.1.2	Modèle stochastique général	15
1.1.3	Retour sur l'objectif de la thèse	17
1.2	Le nombre de reproduction de base R_0	18
1.2.1	Définition de R_0 à partir des équations de renouvellement	19
1.2.2	Interprétation de R_0 en terme des générations	23
1.2.3	Le taux de croissance Malthusien : le dual de R_0	25
1.2.4	Commentaire	26
1.3	Nos résultats	27
1.3.1	On linear birth-and-death processes in a random environment	27
1.3.2	On the Final Size of Epidemics in Random Environment	29
1.3.3	A meningitis model in a periodic environnement	29
1.4	Conclusions et perspectives	30
2	Quelques rappels	31
2.1	Théorème de Perron-Frobenius	31
2.2	Théorème de Krein-Rutman	35
2.3	Processus de Branchement	38
2.4	Exposants de Lyapunov	40
3	On linear birth-and-death processes in a random environment	43
3.1	Introduction	43
3.2	The single-type model	45
3.2.1	The probability of extinction	45
3.2.2	An example and some remarks	48
3.2.3	Link with the expected population	52
3.2.4	Further remarks	52
3.3	Multi-type models	54
3.4	Conclusion	59
4	On the Final Size of Epidemics in Random Environment	61
4.1	Introduction	61
4.1.1	Model construction	61
4.1.2	The basic reproduction number	62
4.1.3	The aim of the paper	63
4.2	The SIR final size result	65

4.2.1	The sub-critical regime	65
4.2.2	The supercritical regime	65
4.3	Numerical simulations	66
4.3.1	A typical example	67
4.3.2	The sub-critical case	67
4.3.3	The supercritical case	69
4.4	The SEIR final size result	69
4.4.1	Introduction	69
4.4.2	The sub-critical regime	72
4.4.3	The supercritical regime	72
4.5	Conclusion	73
5	A Meningitis model in a periodic environment	75
5.1	Introduction	75
5.2	The model and main results	76
5.2.1	The construction of the model	76
5.2.2	Numerical Results	79
5.3	Birth-Immigration-Death process for the approximation of the Y population	80
5.3.1	The moment generating function	80
5.3.2	The mean distribution	80
5.3.3	Some words on the extinction probability	81
5.4	Conclusion	82

Résumé

Les travaux réalisés dans cette thèse abordent certaines questions relative à la dynamique des populations dans un environnement aléatoire. L'environnement aléatoire est décrit par un processus Markovien à valeurs dans un espace fini et qui, en appliquant certaines forces sur le choix des taux vitaux, dirigera la dynamique de la population. Lorsque la dynamique est modélisée par un processus de naissance et de mort, on répondra à la question : quand est-ce que nous avons une extinction presque sûre d'une population ? (Bacaër and Ed-Darraz, 2014). Lorsque la dynamique est déterministe, nous avons démontré un résultat bien connu pour la taille finale d'une épidémie (Ed-Darraz and Khaladi, 2015).

Abstract

This thesis addresses some issues associated with population dynamics in random environment. Random environment is described by a Markov process with values in a finite space and which, involve certain forces on the choice of vital rates, will lead the population dynamics. When the dynamic is modeled by a birth and death process, we will answer the question : When almost surely extinction settled ? (Bacaër and Ed-Darraz, 2014). In (Ed-Darraz and Khaladi, 2015) we are interested to the final size of an epidemic in random environment.

Avant Propos

Je tiens à remercier mes deux directeurs de thèse Mohamed Khaladi et Nicolas Bacaër pour leurs coopérations.

Cette thèse s'inscrit dans le cadre d'une cotutelle entre UCA (Maroc) et UPMC (France) et est financée dans le cadre du Programme Doctoral International - Moélisation des Systèmes Complexes.

Le document est organisé comme suit :

- Le premier chapitre est consacré à une introduction générale. On y expose succinctement nos principaux résultats en français.
- Dans le deuxième chapitre nous donnons quelques rappels.
- Les autres chapitres du manuscrit contiennent deux papiers publiés et un autre en développement.

Scientific concepts have to be judged in a forward-looking manner, based on their effectiveness as tools, not backward looking based on their agreement with historical precursors

H. Metz

Chapitre 1

Introduction générale

Ce mémoire expose nos travaux de thèse sur des questions liées à la dynamique des populations dans un environnement aléatoire. Dans ce chapitre nous présentons les grandes lignes de nos résultats. Nous commençons par exposer un formalisme général qui englobe les problèmes que nous allons traiter. Ceci va nous permettre de poser le cadre général et de définir les différentes techniques utilisées dans cette thèse. Un domaine d'application de ce formalisme est l'épidémiologie mathématique. Notons que les modèles épidémiologiques peuvent être vus comme des modèles en démographie, les nouvelles infections s'interprètent comme des nouvelles naissances. L'inverse est également vrai.

Ce chapitre est divisé en quatre paragraphes. Dans le premier paragraphe, nous définissons deux modèles généraux de dynamique de population : le premier est déterministe (ne tient pas compte de la stochasticité au niveau des individus) ; le second est stochastique (les événements au niveau individuel se produisent aléatoirement). Dans un deuxième paragraphe nous nous intéresserons à un paramètre essentiel pour l'étude de dynamique des populations, particulièrement en épidémiologie, c'est le nombre de reproduction de base, universellement noté par R_0 . Le troisième paragraphe est réservé à l'exposé de nos résultats, elle fait apparaître l'essentiel de la contribution de cette thèse. Dans le dernier paragraphe nous exposons certaines extensions possibles pour ce travail.

1.1 Modèle général

Un caractère d'une population (par exemple, l'âge, la taille en démographie, l'infection en épidémiologie) entrain d'évoluer dans le temps peut-être

mesuré à l'aide d'un vecteur $X(t) = (X_i(t))_{i=1}^m$ (où m définit les différentes classes suivant lesquelles le caractère est analysé : classe d'âge, classe de taille, degré d'infection ou mécanisme d'infection ...) ¹. Ainsi, on parlera d'une sous population par le biais de ce caractère. La quantité $X(t)$ peut-être à valeurs entières pour mesurer le nombre des individus dans chaque sous population (typiquement c'est le cas d'un formalisme stochastique) ou peut-être à valeurs réelles dans le cas de l'étude de densités par unité de temps, par exemple.

1.1.1 Modèle déterministe général

Supposons qu'on travaille dans le deuxième cas -le vecteur $X(t)$ est à valeurs réelles- et que le vecteur $X(t)$ vérifie toutes les conditions mathématiques de sorte qu'il se prête à toutes les opérations qu'on lui applique telles que la dérivation ou la sommation. Ces conditions sont, par construction, en homogénéité avec la nature et les caractéristiques de la dérivation du modèle. De plus, supposons que cette évolution est gouvernée par un champ $F(t, X(t))$ (que nous savons, à priori, trouver). Alors, on peut écrire ²

$$\frac{d}{dt}X(t) = F(t, X(t)), \quad (1.1)$$

qui veut dire que, si dt est un déplacement suffisamment petit dans le temps, alors

$$X(t + dt) = X(t) + F(t, X(t))dt. \quad (1.2)$$

Cette équation permet la construction des modèles discrets dans le temps et assure la transition du modèle continu vers le modèle discret. Généralement, c'est une démarche réversible.

En épidémiologie, X peut-être vu comme un ensemble de compartiments de différents degrés et mécanismes d'infections. Les formes les plus utilisées pour le champ F sont, par exemple, celles introduites dans le travail (Van den Driessch and Watmough, 2002) ou celui de (Wang and Zhao, 2008)) ³, où F est égale à $V - W$, avec $W = W^- - W^+$ et

1. Nous avons introduit la notion du caractère d'une population pour créer une sorte d'hétérogénéité. C'est pour un souci technique et dans le but d'incorporer la plupart des modèles traitent la dynamique d'une infection ou une autre question dans une population dans un seul formalisme.

2. Ici, $\frac{d}{dt}$ dénote l'opérateur de dérivation appliqué à des fonctions m -vectorielles. Différentes notations $\frac{dX}{dt}$, $X'(t)$ et $\partial_t X(t)$ existent dans la littérature pour désigner la même opération que $\frac{d}{dt}X(t)$.

3. On note que l'article (Van den Driessch and Watmough, 2002) est une généralisation abstraite de modèles existants depuis Sir Ross (modèle pour la malaria, maladie hôte-parasite avec vecteur) (Ross, 1911), Kermack et Mckendrick.

- V décrit les forces d'infection (d'entrée aux différents compartiments infectieux du vecteur X) ;
- W^+ décrit les forces d'entrée autre que celles définies par infection (naissance, immigration) ;
- W^- décrit les forces de sortie (mort, guérison, émigration).

Donc

$$\frac{d}{dt}X(t) = V(t, X(t)) - W(t, X(t)). \quad (1.3)$$

Le champ F est choisi comme étant la différence entre un champ dont l'infection est le moteur et un autre qui rassemble des forces de transitions.

Pour exprimer la dépendance de (1.1) à l'environnement, on réécrit cette équation sous la forme

$$\frac{d}{dt}X(t) = F(\theta(t), X(t)), \quad (1.4)$$

où θ décrit l'environnement (au sens large). Les variations de θ en fonction du temps t défini la nature de l'environnement. Une manière de voir les choses peut-être comme suit : θ décrira des scénarios 'dynamiques' qui impliquent certaines forces sur le choix de F . Par exemple, en imaginant sur une période du temps différents scénarios de l'influence de la température, on construira une liste de F .

Bien évidemment, ce n'est pas l'unique façon pour la description de l'impact de l'environnement (l'impact de θ) sur l'évolution de X . Une construction possible est d'utiliser un ensemble de paramètres avec des scénarios 'statiques' (c'est le cas d'un environnement constant, pour un seul paramètre). Une autre possibilité serait d'utiliser l'outil informatique avec des algorithmes d'intelligence artificielle. On peut, également, utiliser des équations différentielles stochastiques pour inclure des variations environnementales (Keeling and Rohani, 2008).

Normalement, le vecteur quantitatif X est positif, donc (1.4) doit permettre que X reste positif au cours du temps, on dit que l'équation (1.4) est coopérative ; ce qui suppose que pour chaque couple de hors-diagonal (i, j) , nous avons

$$\frac{\partial}{\partial X_j} F_i(., X) \geq 0,$$

ou d'une manière équivalente, pour chaque $Y \geq X$ et $Y_i = X_i$, nous avons⁴

$$F_i(., Y) \geq F_i(., X).$$

4. La relation d'ordre \geq sur \mathbb{R}^m est la relation canonique : $Y \geq X$ si, et seulement, si $Y_j \geq X_j$ pour chaque indice $j \in \{1, \dots, m\}$.

Pour plus de détails voir le livre (Smith and Waltman, 2008, Appendice B).

Pour ce qui nous concerne, nous allons nous intéresser à l'équation (1.4) sous des variations spécifiques de θ . Nous commençons par fixer la terminologie dans la définition suivante :

Définition 1.1.1

- On dit que l'environnement est constant, si $\theta(t) = \bar{\theta}$ (Diekmann et al., 2013),
- On dit que l'environnement est périodique de période T , si $\theta(t + T) = \theta(t)$ (Bacaër and Guernaoui, 2006; Bacaër, 2011-HDR),
- On dit que l'environnement est aléatoire, si $\{\theta(t)\}$ définit une chaîne de Markov (Bacaër and Khaladi, 2012). On suppose que $\{\theta(t)\}$ est à espace d'état fini (typiquement, on prend $\{1, \dots, K\}$) et qu'elle est ergodique. On note la distribution stationnaire de $\{\theta(t)\}$ par $(u_k)_{k=1}^K$. On note Q la matrice transition de θ .

Dans toute la suite, nous adoptons les notations introduites dans cette définition.

Supposons maintenant que (1.4) admet un point d'équilibre démographique (point d'équilibre sans maladie, en épidémiologie) X_e . Au voisinage de X_e le système (1.4) est remplacé par

$$\frac{d}{dt}X(t) = M(\theta(t))X(t), \quad (1.5)$$

où $M(\cdot) = DF(\cdot, X_e)$ est le différentiel de F par rapport à la variable X au point X_e . On suppose que M se décompose sous la forme suivante⁵

$$M(\cdot) = A(\cdot) - B(\cdot). \quad (1.6)$$

L'opérateur A décrit les forces instantanées de naissances/transmissions, alors que B représente les forces de morts et de transitions. Ainsi, au voisinage de l'état d'équilibre naturel X_e , l'évolution de notre population peut-être approchée par l'équation :

$$\frac{d}{dt}X(t) = [A(\theta(t)) - B(\theta(t))]X(t). \quad (1.7)$$

La matrice $A(\cdot)$ doit-être une matrice positive (tout élément de $A(\cdot)$ est positif) et $-B(\cdot)$ une matrice de hors-diagonale positive (tout les éléments qui ne sont pas sur la diagonale de $-B(\cdot)$ sont positifs) (voir la section 2.1 du deuxième chapitre).

5. Rappelons que le modèle (1.3) représentant l'évolution d'une épidémie est bien de cette forme.

Commentaire 1.1.1

Au début de la théorie de l'épidémiologie mathématique, les environnements constants étaient les plus utilisés. De tels environnements et les modèles correspondants constituent une première approximation, suffisamment acceptable pour les praticiens et suffisamment facile à étudier mathématiquement et prédire l'évolution d'une épidémie. Généralement, pour déterminer F , on construit une liste finie de F^i et puis on prend une moyenne. Les modèles en environnements périodiques quant à eux se présentent comme une première amélioration pour les modèles dans les environnements constants. La saisonnalité qui implique une variation des taux qui caractérisent l'épidémie était la motivation pour cette considération. En prenant en compte que les variations de ces taux ne sont pas complètement d'une nature déterministe périodique, mais en fait peuvent se faire par une alternance régie par l'aléatoire, on passe à des modèles en environnements aléatoires.

On note que $t \mapsto \theta(t)$ est continue pour le cas d'un environnement constant et d'un environnement périodique et $t \mapsto F(\theta(t), \cdot)$ l'est également. Dans le cas d'un environnement aléatoire $F(\theta(t), \cdot)$ serait, à chaque instant t , dans $\{F_k(\cdot)\}_{k=1}^K$. Les solutions de (1.4) pour un environnement aléatoire sont construites par continuité. On note que avec un K suffisamment grand, on peut imaginer le choix de $F(\theta(t), \cdot)$ parmi une liste continue au lieu de $\{F_k(\cdot)\}_{k=1}^K$.

1.1.2 Modèle stochastique général

Généralement, dans la réalité les interactions sont régies par certaines stochasticités, un terme utilisé comme une boîte noire partiellement contrôlée par des intensités de mouvement.

Nous désignons par modèle stochastique général, un modèle qui utilise les processus de naissance et de mort pour modéliser la dynamique de la population. Ces processus sont l'équivalents à la formulation déterministe (1.7). En épidémiologie, la naissance réfère à l'infection et la mort réfère à la guérison (et d'autres transitions, autres que d'infection). Soit $X(t)$ le vecteur population mesuré à l'instant t , n un vecteur entier de même taille que $X(t)$ et $p(t, n)$ la probabilité d'avoir $X(t) = n$. L'idée consiste à utiliser le fait qu'un individu quelconque de la population ne possède que deux événements possibles et leur complémentaires : donner naissance (dirigé par A) ou mourir (ou d'autres transitions, dirigé par B) ou encore rester en vie sans donner des naissances et sans faire aucune autre transition, pour dériver une équation pour p . L'évolution de p est donnée par exemple dans (Bacaër and Ait Dads,

2012). Ainsi, en considérant $g(t, x)$ ⁶ la fonction génératrice de $X(t)$ définie par

$$g(t, x) = \sum_n p(t, n) x^n. \quad (1.8)$$

On trouve

$$\frac{\partial}{\partial t} g(t, x) = \sum_{i,j} (A_{i,j}(\theta(t)) x_j - B_{i,j}(\theta(t)) (x_i - 1)) \frac{\partial}{\partial x_j} g(t, x). \quad (1.9)$$

Ce qui implique⁷

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E}(X(t)) = [A(\theta(t)) - B(\theta(t))] \mathbb{E}(X(t)). \quad (1.10)$$

On note que ce système est équivalent à (1.7) et il servira pour définir le nombre de reproduction de base pour ce modèle.

Remarque 1.1.1

Supposons que $m = 1$, que, à un moment fixé $X(t) = n \in \mathbb{N}$ et que dt est l'unité de déplacement temporelle. Nous avons la probabilité d'avoir

- $X(t + dt) = n + 1$ est $a(\theta(t)) n dt$,
- $X(t + dt) = n - 1$ est $b(\theta(t)) n dt$,
- $X(t + dt) = n$ est $1 - [a(\theta(t)) + b(\theta(t))] n dt$.

Alors,

$$\begin{aligned} p(t + dt, n) &= \mathbb{P}(X(t + dt) = n) \\ &= \mathbb{P}(X(t + dt) = n, X(t) = n - 1) \\ &\quad + \mathbb{P}(X(t + dt) = n, X(t) = n) \\ &\quad + \mathbb{P}(X(t + dt) = n, X(t) = n + 1) \\ &= a(\theta(t)) (n - 1) p(t, n - 1) dt \\ &\quad + (1 - [a(\theta(t)) + b(\theta(t))]) n p(t, n) dt \\ &\quad + b(\theta(t)) (n + 1) p(t, n + 1) dt. \end{aligned}$$

Soit

$$\begin{aligned} \frac{1}{dt} [p(t + dt, n) - p(t, n)] &= a(\theta(t)) (n - 1) p(t, n - 1) \\ &\quad - [a(\theta(t)) + b(\theta(t))] n p(t, n) \\ &\quad + b(\theta(t)) (n + 1) p(t, n + 1). \end{aligned}$$

6. x est un vecteur de taille m et x^n veut dire $x_1^{n_1} \cdots x_m^{n_m}$. x_i étant les composantes de x et n_i ceux de n .

7. $\mathbb{E}(\cdot)$ dénote l'espérance mathématique.

Il suffit de faire tendre dt vers 0, pour en conclure que

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, n) = a(\theta(t)) (n-1) p(t, n-1) - [a(\theta(t)) + b(\theta(t))] n p(t, n) + b(\theta(t)) (n+1) p(t, n+1). \quad (1.11)$$

Les processus de branchement fournissent des outils importants pour l'analyse de ces modèles. Pour cette famille de processus, il est connu que la moyenne de la loi de reproduction par le temps moyen de vie décide pour l'extinction ou non du processus dans les différents types d'environnements.

1.1.3 Retour sur l'objectif de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'étudier certaines questions pour des modèles de dynamique déterministe ou stochastique dans un environnement aléatoire (voir le contenu des papiers dans la section 1.3). Il faut noter que cette construction des modèles de dynamique des populations dans un environnement aléatoire n'est pas nouvelle, elle date au moins de 1978 (voir par exemple Slatkin, 1978). A cette époque, on peut dire que le problème était d'une origine probabiliste. Également, on note que Tuljapurkar (Tuljapurkar, 1990) a étudié ce type des systèmes pour des modèles discrets. Cette thèse considère, en gros, deux questions : la première concerne la probabilité d'extinction d'un processus de naissance et de mort dans un environnement aléatoire et la seconde consiste à montrer que la relation de la taille finale d'épidémie, connue depuis les travaux de Kermack et Mckendrick, reste encore valide dans le cas d'un environnement aléatoire. Les deux questions peuvent être vues comme deux développements dans le domaine d'épidémiologie mathématique dans un environnement aléatoire. Les travaux dans ce dernier domaine connaissent un accroissement raisonnable (voir par exemple Gray et al., 2012).

Ici, l'environnement aléatoire $\theta = \{\theta(t)\}$ (processus stochastique càdlàg) est décrit par son espace d'état $\{1, \dots, K\}$ et l'opérateur-matrice de transition Q . Ainsi, pour deux états $k \neq l$, la probabilité d'avoir $\theta(t + dt) = k$ sachant que $\theta(t) = l$ pour un petit déplacement dans le temps dt est indépendante de t et elle est égale à $Q_{k,l} dt$. La probabilité, alors, d'avoir $\theta(t + dt) = l$ sachant que $\theta(t) = l$ est

$$Q_{k,k} := 1 - \left[\sum_{l \neq k} Q_{k,l} \right] dt = (1 - q_l) dt. \quad (1.12)$$

Pour dériver le comportement asymptotique de θ il est essentiel d'avoir

l'existence d'une distribution stationnaire solution de l'équation

$$\frac{d}{dt}u(t) = Qu(t), \text{ et } u_1 + u_2 + \dots + u_K = 1. \quad (1.13)$$

Ceci est garanti par l'ergodicité de θ .

Le processus stochastique θ est un processus de sauts. On peut considérer, alors, une suite de variables aléatoires (t_n) qui décrit le temps des transitions (un état initial étant fixé) et une autre suite de temps de séjour dans chaque état ($\tau_n := t_{n+1} - t_n$). Notons $\theta_n = \theta(t_n)$ le processus induit, alors τ_n sachant θ_n suit la loi exponentielle de paramètre q_{θ_n} .

Le mécanisme de transition de θ définit le statut de $A(\theta(t))$ (resp. $B(\theta(t))$) : pour un temps $t \in [t_n, t_{n+1})$, nous avons $A(\theta(t)) = A(\theta_n)$ (resp. $B(\theta(t)) = B(\theta_n)$). Donc $A(\theta(t))$ (resp. $B(\theta(t))$) doit-être, à n'importe quel moment t , choisi parmi $\{A(1), A(2), \dots, A(K)\}$ (resp. $\{B(1), B(2), \dots, B(K)\}$). On note que par ergodicité, nous avons

$$\lim_{n \rightarrow \infty} t_n = \infty. \quad (1.14)$$

1.2 Le nombre de reproduction de base R_0

Dans cette section, nous revenons sur la définition d'un paramètre important dans l'étude de dynamiques des populations ; le nombre de reproduction de base R_0 . La première définition existe depuis les travaux de Lotka sur la démographie ; c'est le nombre moyen de femelles que peut générer une femelle le long de sa vie. En épidémiologie, la définition la plus diffusée et connue est donnée pour des dynamiques idéales (soit pour $m = 1$) : R_0 représente le nombre des cas secondaires contaminés directement par un infectieux typique. En pensant en terme de génération, clairement $R_0 < 1$ impliquera la disparition de la maladie et lorsque $R_0 > 1$ l'épidémie va se développer dans la population. Ou encore, en supposant que $R_0 > 1$, chaque individu infectera (pendant sa période d'infection) R_0 individus, chacun d'entre eux infectera R_0 individus et ainsi de suite ; ce qui entraîne un accroissement des cas infectés au cours du temps. C'est un résultat très connu et sert comme outil de réaction au niveau de la santé publique. Dans le cas où $R_0 > 1$, qui impliquera une propagation de l'épidémie, la proportion de la population à vacciner pour freiner l'épidémie est : $1 - \frac{1}{R_0}$. A titre d'illustration, supposons que $R_0 = 4$, alors la vaccination des $\frac{3}{4}$ de la population permet de réduire les quatre cas possibles d'infection à un seul cas potentiel au maximum. Dans leur leur papier sur les aspects historiques en théorie de l'épidémiologie (Dietz and Heesterbeek, 1996)) notent que

R_0 is one of the foremost and most valuable ideas that mathematical thinking has brought to epidemic theory

Ce qui conforte l'utilité et l'importance de ce paramètre c'est que : *en imaginant que notre modèle est réellement acceptable pour l'évolution d'un caractère qu'on veut étudier. Alors, il suffit de calculer R_0 pour prédire le comportement asymptotique de ce caractère. R_0 résume tous les paramètres du modèle, mais c'est une boîte noire puisque cette transformation qui permet de donner R_0 à partir des paramètres du modèle n'est généralement pas explicite, même pour des cas simples. Donc, il faut faire appel aux logiciels de calcul et faire des analyses de sensibilité.*

Ici, nous donnons la définition mathématique de R_0 pour le type de modèle (1.7). Puis, la définition de R_0 pour le modèle stochastique comme étant le R_0 associé à (1.10).

1.2.1 Définition de R_0 à partir des équations de renouvellement

Étant donné que l'évolution de $X(t)$ au voisinage de X_e est dirigée par (1.7), une question naturelle s'impose : si jamais le système démarre tout près de X_e , resterait-il proche de ce point pour des temps t assez grand ? C'est la stabilité de (1.7).

Dans un premier temps, nous nous considérons que les environnements constants et périodiques. Soit V la famille d'évolution générée par $-B(\cdot)$, alors (voir par exemple Wang and Zhao, 2008)

$$\frac{\partial}{\partial t} V(t, s) = -B(\theta(t))V(t, s), \quad V(s, s) = I. \quad (1.15)$$

Une hypothèse très naturelle sur (1.15) est que son plus grand exposant de Lyapunov $\lambda(0, B)$ (voir rappels) est strictement négatif : sans des mécanismes de reproduction, la population disparaîtra à l'infini. Donc, la famille d'évolution est uniformément exponentiellement stable (Barreira and Valls, 2008)⁸ : il existe $K > 0$ et $\xi < 0$ tels que pour tout $t \geq s$ deux temps, nous avons

$$|V(t, s)| \leq K e^{\xi(t-s)}, \quad (1.17)$$

8. Dans cette lecture publiée chez Springer, les auteurs présentent la stabilité de systèmes non autonomes. Dans le chapitre 10 les auteurs donnent le lien entre l'exposant de Lyapunov et la dichotomie exponentielle d'un système déterministe de type $X'(t) = M(t)X(t) + H(t, X(t))$. Ce chapitre contient un rapport sur l'exposant de Lyapunov pour les système linéaire.

où $|\cdot|$ désigne une norme sur \mathbb{R}^m .

Par la méthode de la variation de la constante (ou la formule de Duhamel), nous avons

$$X(t) = V(t, s)X(s) + \int_s^t V(t, \tau)A(\tau)X(\tau)d\tau. \quad (1.18)$$

En prenant $s = -\infty$ et avec la condition de stabilité exponentielle (1.17) sur V , nous aurons

$$X(t) = \int_{-\infty}^t V(t, \tau)A(\tau)X(\tau)d\tau.$$

Par un changement de variable, nous avons

$$X(t) = \int_0^\infty V(t, t - \tau)A(t - \tau)X(t - \tau)d\tau. \quad (1.19)$$

Avec $s = 0$, nous aurons

$$X(t) = X_0(t) + \int_0^t V(t, t - \tau)A(t - \tau)X(t - \tau)d\tau. \quad (1.20)$$

Soit $Y(t) = A(t)X(t)$ le vecteur de densité des nouveaux nés et notons $K(t, \tau) = A(t)V(t, t - \tau)$, les équations de renouvellement sont comme suit :

$$Y(t) = \int_0^\infty K(t, \tau)Y(t - \tau)d\tau. \quad (1.21)$$

$$Y(t) = Y_0(t) + \int_0^t K(t, \tau)Y(t - \tau)d\tau. \quad (1.22)$$

Suivant la construction de Inaba (Inaba, 2012), sur un espace fonctionnel compatible E , soit $L^1(\mathbb{R}^+, \mathbb{R}^m)$, on définit l'opérateur de l'évolution des générations (en anglais : generation evolution operator) \mathcal{N}

$$\mathcal{N}(Y)(t) := \int_0^t K(t, \tau)Y(t - \tau)d\tau. \quad (1.23)$$

La quantité $\mathcal{N}(Y)(t)$ est la somme, jusqu'au moment de recensement t , sur tous les τ de la distribution des individus récemment nés (infectés) à l'instant $t - \tau$ et qui sont restés en vie (dans le compartiment des infectés) jusqu'à l'instant t .

$$\lambda(0, B) := \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log |V(t, s)|, \quad (1.16)$$

est indépendant de s et varie entre $[-\infty, \infty)$. Cette quantité décide pour l'attraction de $\{0\}$ ou non pour (1.15).

Définition 1.2.1

Le nombre de reproduction de base est défini comme étant le rayon spectral de \mathcal{N} ; i.e. $R_0 = \rho(\mathcal{N})$.

Remarque 1.2.1

L'équation (1.21) se réécrit sous la forme

$$Y(t) = Y_0(t) + \mathcal{N}Y(t). \quad (1.24)$$

Notons, $Y_{n+1}(t) = \mathcal{N}Y_n(t)$, alors une façon d'écrire la solution de (1.21) serait

$$Y(t) = \sum_n Y_n(t). \quad (1.25)$$

Remarque 1.2.2

- L'équation (1.19) est définie pour toute la droite réelle et (1.20) est définie sur la demi-droite positive de la droite réelle. Ce deux équations sont bien posées ; en utilisant un théorème d'approximation (de Picard) et le lemme de Gronwall, on peut montrer l'existence et l'unicité des solutions de ces deux équations. Également, on peut montrer que ces solutions sont au plus exponentielles (voir les techniques dans la cinquième partie Metz and Diekmann, 1986).
- On peut remarquer, qu'en divisant, l'intégrale dans (1.19) en deux parties : de 0 à t et de t à l'infinie, nous aurons une forme qui ressemble à (1.20).

Remarque 1.2.3

Dans son papier (Inaba, 2012), Inaba formalise d'une manière abstraite la définition de R_0 (θ déterministe quelconque) en se basant sur les deux constructions fondatrices de O. Diekmann et ses co-auteurs dans un environnement constant et celle de N. Bacaër et S. Guernaoui dans le cas d'un environnement périodique. Dans ces deux cas les auteurs proposent la définition suivante de \mathcal{N} (opérateur de la génération suivante 'Next generation operator')

$$\mathcal{N}(Y)(t) := \int_0^\infty K(t, \tau) Y(t - \tau) d\tau. \quad (1.26)$$

Ainsi,

- Dans un environnement constant, $K(t, \tau)$ ne dépend pas de t et nous aurons $E = \mathcal{C}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^m) \cap L^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}^m)$ et $R_0 = \rho(N) = \rho(AB^{-1})$. En effet, puisque

$$K(t, \tau) = K(\tau) = A e^{-\tau B},$$

est positive (comme étant une matrice, car A est positive et $-B$ est essentiellement positive ; i.e. à hors-diagonale positif) donc l'opérateur

\mathcal{N} est positif. Si nous supposons que $-B$ est essentiellement strictement positive, alors \mathcal{N} deviendra strictement positif. On peut utiliser les mêmes arguments de compacité que dans (Wang and Zhao, 2008) pour montrer que \mathcal{N} est compact. Ainsi, on peut appliquer le théorème de Krein-Rutman (2.2.1, 2.2.2). Donc, $\rho(\mathcal{N})$ est un élément dominant et simple du spectre ponctuel de \mathcal{N} associé à un vecteur propre strictement positif $Y_* \in \text{int}E_+$ (une telle fonction est intégrable, d'où l'importance de cette construction). Soit

$$\int_0^\infty K(\tau)Y_*(t-\tau)d\tau = \rho(\mathcal{N})Y_*(t).$$

Par intégration

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \int_0^\infty K(\tau)Y_*(t-\tau)d\tau dt = \rho(\mathcal{N})\left[\int_{-\infty}^{+\infty} Y_*(t)dt\right].$$

Soit encore

$$\int_0^\infty K(\tau)d\tau\left[\int_{-\infty}^{+\infty} Y_*(t)dt\right] = \rho(\mathcal{N})\left[\int_{-\infty}^{+\infty} Y_*(t)dt\right].$$

Ainsi,

$$AB^{-1} = \int_0^\infty K(\tau)d\tau = \mathcal{N}.$$

Noter que cela donne une extension de la définition de R_0 dans l'environnement constant, puisqu'il était défini à partir du même opérateur-matrice $\mathcal{N} = AB^{-1}$ qui va s'appliquer sur les suites des générations (voir 1.2.2).

- Dans un environnement périodique, l'opérateur \mathcal{N} est défini sur l'espace E des fonctions continues et T périodiques $\mathcal{C}_T(\mathbb{R}, \mathbb{R}^m)$. Généralement, il n'y a pas une formule explicite de \mathcal{N} , mais par la périodicité \mathcal{N} se décompose en une somme d'intégrale sur $[0, T]$, une démarche très utile pour prouver certaines caractéristiques de \mathcal{N} .

Pour l'environnement aléatoire, le papier (Bacaër and Khaladi, 2012) définit R_0 à l'aide du plus grand exposant de Lyapunov $\lambda(A, B)$ ⁹, comme étant l'unique réel strictement positif μ tel que

$$\lambda(A/\mu, B) = 0. \tag{1.28}$$

9. On rappelle que, dans cette situation, les exposants de Lyapunov ((Arnold and Wihstutz, 1986; Furstenberg and Kesten, 1960)) sont définis comme suit :

$$\lambda(A, B) := \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log |X(t)|, \tag{1.27}$$

où $X(\cdot)$ est la solution de (1.7). Dans le cas d'un environnement aléatoire l'ergodicité de θ permet au λ d'être une constante définie presque sûrement.

Cette définition peut se traduire comme suit : R_0 est l'unique réel positif par lequel il faut diviser tous les taux de naissance (infection) par amener le système (1.7) (donc la population linéarisée) à son état critique ; i.e. ni explosion, ni extinction aura lieu. L'unicité de ce paramètre peut être vue par la stricte décroissance de $\mu \mapsto \lambda(A/\mu, B)$. Cette définition est valable pour les deux autres environnements. Dans le cas d'un environnement constant (1.28) devient $s(A/\mu - B) = 0$ où $s(\cdot)$ est la borne spectrale de la matrice $A/\mu - B$ et dans le cas d'un environnement périodique $\rho(R_\mu(T, 0)) = 1$ où $R_\mu(T, 0)$ ¹⁰ est la matrice fondamentale du système définie par $A(\cdot)/\mu - B(\cdot)$ à l'instant T ayant démarré à l'instant 0.

Remarque 1.2.4

On note que tous les processus décrits précédemment restent valables, presque sûrement, pour le cas d'un environnement aléatoire.

1.2.2 Interprétation de R_0 en terme des générations

Maintenant, nous allons rappeler, dans le cas d'un environnement constant et périodique, l'interprétation en terme des générations de R_0 . Commençons tout d'abord par le cas d'un environnement constant. Dans l'équation de renouvellement (1.14), $Y_0(t)$ est la densité à l'instant t , par unité de temps, des nouveaux nés issus de la population initiale. On définit, alors, la génération (vecteur génération) G^0 par

$$G^0 := \int_0^\infty Y_0(t) dt, \quad (1.29)$$

et ainsi, la taille de cette génération serait

$$g_0 := |G^0| = \sum_{i=1}^m G_i^0. \quad (1.30)$$

Et puis, on définit la suite des générations temporelles $Y_n(t)$, par la relation récurrente

$$Y_{n+1}(t) = \int_0^t K(t, \tau) Y_n(t - \tau) d\tau. \quad (1.31)$$

Donc, on définit la taille de la génération en sommant sur tous les instants $t \geq 0$:

$$G^n = \int_0^\infty Y_n(t) dt, \quad (1.32)$$

10. La matrice $R(t, s)$ est la solution du système

$$\frac{\partial}{\partial t} R(t, s) = M(t) R(t, s), \quad R(t, s) = I.$$

Pour R_μ il suffit de remplacer $M(\cdot)$ par $M_\mu(\cdot) = A(\cdot)/\mu - B(\cdot)$.

et de la même façon, soit

$$g_n := |G^n| = \sum_{j=1}^m (G^n)_j. \quad (1.33)$$

Donc,

$$\begin{aligned} G^{n+1} &= \int_0^\infty Y_{n+1}(t) dt, \\ &= \int_0^\infty \int_0^t K(\tau) Y_n(t - \tau) d\tau dt, \\ &= \int_0^\infty K(\tau) \left[\int_\tau^\infty Y_n(t - \tau) dt \right] d\tau \\ &= \left[\int_0^\infty K(\tau) d\tau \right] \int_0^\infty Y_n(t) dt, \\ &= \mathcal{N} G^n. \end{aligned}$$

Dans leur construction (Diekmann et al., 2013), le "Next generation operator" est \mathcal{N} . Ici, \mathcal{N} est défini sur l'espace des suites positives à valeurs dans \mathbb{R}^m . Clairement, cette dénomination vient du fait que \mathcal{N} relie les générations. Dans le cas où \mathcal{N} est une matrice primitive, ce qui est le cas pour $-B$ essentiellement strictement positive, le théorème de Perron-Frobenius (2.1.1, 2.1.2) permet de conclure que¹¹

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{R_0^{n-1}} G^n = \frac{\langle v | G^0 \rangle}{\langle v | u \rangle} u. \quad (1.34)$$

Soit, le résultat

$$\lim_{t \rightarrow \infty} g_n^{1/n} = R_0. \quad (1.35)$$

Pour le cas périodique, cette astuce ne marche pas pour donner une interprétation en terme de génération de R_0 . Comme dans (Bacaër and Ait Dads, 2012), soit

$$G^n(\tau) = \sum_{q \geq 0} Y_n(\tau + qT). \quad (1.36)$$

Donc,

$$g_n = \int_0^T |G^n(\tau)| d\tau = \int_0^\infty |Y_n(t)| dt \quad (1.37)$$

Donc, sous les conditions de la proposition 2 de (Bacaër and Ait Dads, 2012), nous aurons

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{g_{n+1}}{g_n} = R_0. \quad (1.38)$$

11. $\langle . | . \rangle$ désignera le produit scalaire usuel sur \mathbb{R}^m .

1.2.3 Le taux de croissance Malthusien : le dual de R_0

Dans la phase initiale, le caractère étudié de la population a généralement une croissance exponentielle due à l'existence des ressources (par exemple en épidémiologie ; au début d'une épidémie SIR, qui génère la plupart des épidémies, le nombre des susceptibles suffisamment grand et de l'autre part le nombre suffisamment petit des infectieux donne cette croissance exponentielle). De ce fait, pour chaque réel c on introduit l'opérateur \mathcal{N}_c défini, pour chaque Y élément de E , par :

$$\mathcal{N}_c(Y)(t) := \int_0^\infty e^{-c\tau} K(t, t - \tau) Y(t - \tau) d\tau. \quad (1.39)$$

En utilisant les propriétés de cet opérateur \mathcal{N}_c , nous avons

Définition 1.2.2

Le taux de croissance Malthusien r est l'unique réel solution de l'équation de Euler-Lotka (ou Euler-Sharpe-Lotka) définie par $\rho(\mathcal{N}_r) = 1$.

Cette équation est appelée l'équation de Euler-Lotka ou Euler-Sharpe-Lotka parce qu'elle généralise l'équation d'Euler dans le cas d'un modèle de croissance de population (démographie) en temps discret et son analogue dans le temps continue proposé par Lotka (Bacaër, 2011) (voir chapitre 3 et chapitre 10).

Remarque 1.2.5

- *En fait, une méthode pour deviner la considération des opérateurs dans (1.39) est de considérer les fonctions de type $Y(t) = e^{ct} Y_*(t)$ comme solutions des équations de renouvellement. On vérifie, alors, la relation suivante $\text{sign}(r) = \text{sign}(R_0 - 1)$.*
- *Cette dernière assertion est valable pour un environnement constant et un environnement périodique. Pour l'environnement aléatoire, on ne sait pas le faire, vu le problème des espaces fonctionnels sur lesquels on définit les quantités. Mais, dans ce cas $\text{sign}(\lambda(A, B)) = \text{sign}(R_0 - 1)$. L'idée est d'utiliser une propriété de décroissance de $c \mapsto \rho(\mathcal{N}_c)$ pour démontrer le résultat.*
- *Un point très important pour prouver que R_0 servira comme seuil est le fait que l'opérateur $c \mapsto \rho(\mathcal{N}_c)$ est décroissant et convexe. Une démarche connue pour les équations de renouvellement est de commencer par montrer que les \mathcal{N}_c sont compacts. Voir la dernière partie de la section "Théorème de Krein-Rutman".*

1.2.4 Commentaire

Depuis la définition de nombre de reproduction de base dans un environnement (autonome) constant par Diekmann, Heesterbeek et Metz en 1990 (Diekmann et al., 1990), la question de définition de R_0 dans un environnement non-autonome a pris une grande importance pour la modélisation en mathématiques appliquées aux problèmes issus de la dynamique des populations et tout particulièrement de l'épidémiologie. L'évolution des populations dépend de l'environnement et ce dernier dépend du temps, c'est pourquoi l'introduction de la définition d'un R_0 pour le cas des modèles dont les paramètres dépendent du temps est d'une grande utilité. En 2006, Bacaër et Guernaoui (Bacaër and Guernaoui, 2006) donnerons une définition de R_0 pour un environnement périodique, suivront ensuite d'autres papiers notamment (Wang and Zhao, 2008). Ces deux définitions de R_0 , dans l'environnement constant et l'environnement périodique, partagent le fait qu'elles font apparaître un opérateur qui s'applique sur les générations ; le 'next generation operator', et donneront le taux de croissance des générations (Inaba, 2012), deux caractéristiques qui sont à la base de toute généralisation de R_0 .

Inaba (Inaba, 2012) note que¹² :
 "..., l'interprétation biologique de l'opérateur de la prochaine génération n'est pas nécessairement entièrement épuisé même dans la définition classique d'un environnement constant. En fait, l'opérateur de la prochaine génération pour les R_0 périodiques agit sur l'espace des fonctions périodiques, qui doit être différent des fonctions espace de l'opérateur de la prochaine génération dans un environnement constant. Afin d'unifier ces deux définitions, nous avons considéré l'espace, biologiquement naturelles, des densités et de l'opérateur de l'évolution de génération correspondant."

C'est dans cet esprit, que nous avons choisi d'utiliser le formalisme général de Inaba pour l'introduction à la définition de R_0 . L'espace L^1 apparaît comme l'espace le plus naturel pour les quantités définies dans les équations de renouvellement (1.21,1.22). Comme le note Inaba, l'opérateur \mathcal{N} ne per-

12. En anglais :

"..., the biological interpretation of the next generation operator is not necessarily fully exhausted even in the classical definition for a constant environment. In fact, the next generation operator for periodic R_0 is acting on the space of periodic functions, which must be different from the function space of the next generation operator in a constant environment. In order to unify and go beyond those two definitions, we have to start our theory from the function space of biologically natural, generation distributions and corresponding generation evolution operator."

met pas de donner une formule explicite de R_0 contrairement à la définition à l'aide de Next generation operator. En effet, supposons que $m = 1$ et cherchons une solution de $(R_0, Y(t))$ telle que

$$(\mathcal{N}Y)(t) = R_0 Y(t). \quad (1.40)$$

En dérivant cette équation, nous aurons

$$K(t, t)Y(0) + \int_0^t \left\{ \frac{d}{dt}[K(t, \tau)]Y(t - \tau) + K(t, \tau) \frac{d}{dt}Y(t - \tau) \right\} d\tau = R_0 \frac{d}{dt}Y(t). \quad (1.41)$$

Supposons maintenant que $K(t, \tau) = a(t) \exp(b\tau)$, alors

$$K(t, t)Y(0) + \int_0^t \left\{ \frac{d}{dt}[a(t)] \exp(b\tau)Y(t - \tau) + a(t) \exp(b\tau) \frac{d}{dt}Y(t - \tau) \right\} d\tau = R_0 \frac{d}{dt}Y(t). \quad (1.42)$$

Soit,

$$\begin{aligned} R_0 \frac{d}{dt}Y(t) &= K(t, t)Y(0) + \frac{d}{dt}[a(t)] \int_0^t \exp(b\tau)Y(t - \tau) d\tau \\ &\quad + a(t) \left\{ -\exp(b\tau)Y(0) + Y(t) - \int_0^t \exp(b\tau)Y(t - \tau) d\tau \right\}. \end{aligned}$$

Donc,

$$R_0 \frac{d}{dt}Y(t) = \frac{d}{dt}[a(t)] \frac{1}{a(t)} R_0 Y(t) + a(t)Y(t) - R_0 Y(t).$$

En remarquant que $Y(0) = 0$, on peut voir que $Y(t) = 0$. Cette conclusion ne permet pas de conclure quant à une formule explicite de R_0 .

1.3 Nos résultats

1.3.1 On linear birth-and-death processes in a random environment

Ce travail (Bacaër and Ed-Darraz, 2014) traite la question de la probabilité d'extinction ($\omega = \lim_{t \rightarrow \infty} p(t, 0, \dots, 0)$) pour un processus de naissance et de mort dans une population vectorielle dans un environnement aléatoire. Nous avons montré que, presque sûrement, $\omega = 1$ lorsque $R_0 \leq 1$ et $\omega < 1$ pour $R_0 > 1$. Un résultat connu pour les processus de naissance et de mort homogènes $m = 1$, depuis le travail de Cogburn (Cogburn and Torrez, 1981)). Nous avons montré numériquement avec un exemple simple

(voir le premier exemple dans (Britton and Lindholm, 2009)) que R_0 doit être calculé exactement avec (1.28). Pour plus de clarté, nous exposons ici, avec des simplifications, l'exemple de SEIR linéaire présenté dans le papier. Soit

$$A(t) := \begin{pmatrix} 0 & a(t) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \text{ et } B(t) = B := \begin{pmatrix} d & 0 \\ -d & b \end{pmatrix}. \quad (1.43)$$

Tel que $a(t) = a_{\theta(t)}$ et $\theta(t)$ est une chaîne de Markov qui se balade entre les deux états 1 et 2 suivant la matrice de transition

$$Q := \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}$$

Pour calculer R_0 , on doit calculer le plus grand exposant de Lyapunov $\lambda(\mu)$ du système

$$\frac{d}{dt}X(t) = \left[\frac{A(t)}{\mu} - B\right]X(t), \quad (1.44)$$

puis, on cherche le μ qui annule λ . Le calcul de λ est généralement compliqué, une méthode pour tirer des conclusions serait d'approcher, majorer ou minorer la matrice $A(t)$ par une matrice constante pour pouvoir approximer ou encadrer λ et donc de même pour R_0 .

Si $A(t)$ est remplacée par la matrice moyenne \bar{A} définie par

$$A(t) := \begin{pmatrix} 0 & \bar{a} \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \text{ où } \bar{a} = \frac{a_1 + a_2}{2}.$$

Alors,

$$\lambda(A, B) = \lambda(\bar{A}, B) = s(\bar{A} - B) = \sqrt{\bar{a}b} - b,$$

donc

$$R_0 := \sqrt{\frac{\bar{a}}{b}}.$$

Généralement, dans ce cas, on prend $R_0 = \bar{a}/b$.

On peut remarquer que si $a_1 \leq a_2$, alors $R_0 \geq R_{0,2}$ où $R_{0,2}$ est le nombre de reproduction de base quand $a(t)$ est remplacé par a_2 ; i.e. que le processus de naissance et de mort est considéré dans l'environnement constant 2, soit

$$R_{0,2} = \sqrt{\frac{a_2}{b}}.$$

Une méthode pour approcher ω , consiste premièrement à écrire $\omega = \omega_e^{E_0} \omega_i^{I_0}$, où ω_e est la probabilité d'extinction du processus ayant débuté d'un seul individu exposé et ω_e est la probabilité d'extinction du processus ayant débuté

d'une seule personne infectieuse. (E_0, I_0) étant la donnée initiale des exposés et infectieux. Puis approcher ω_e et ω_i à l'aide de l'idée de (Bacaër and Ait Dads, 2012). Soit, après un changement de variable, l'équation caractéristique associée à (1.9),

$$\frac{d}{ds}Y_j^\tau(s) = \sum_i [A_{ij}(-s)(1 - Y_j^\tau(-s)) - B_{i,j}]Y_i^\tau(s), \quad Y_j(-\tau) = 1.$$

Alors $\omega_e := 1 - \lim_{\tau \rightarrow \infty} Y_1^\tau(0)$ et $\omega_i := 1 - \lim_{\tau \rightarrow \infty} Y_2^\tau(0)$. On peut remarquer que presque sûrement, nous avons

$$\omega_e = \omega_i = 1 \text{ pour } R_0 \leq 1, \quad \omega_e, \omega_i < 1 \text{ pour } R_0 > 1.$$

Par détermination des points d'équilibre et si $R_{0,2} > 1$, nous aurons dans cet environnement constant 2 : $\omega_{e,2} = \omega_{i,2} = 1/R_{0,2}$.

1.3.2 On the Final Size of Epidemics in Random Environment

Dans cet article (Ed-Darraz and Khaladi, 2015), nous avons considéré la question de la taille finale d'épidémie dans un environnement aléatoire pour deux modèles épidémiologiques typiques le SIR et SEIR. Nous démontrons que le résultat pour taille finale d'une épidémie gouvernée par un modèle SIR ou un modèle SEIR dans un environnement constant et périodique est valide pour les environnements aléatoires. Plus précisément, nous avons établi que la taille finale d'une épidémie SIR ou SEIR tend, presque sûrement, vers 0 pour $R_0 < 1$ et les proportions initiales des infectés tendent vers 0. Lorsque $R_0 > 1$, on montre que la taille finale de l'épidémie dépasse, presque sûrement, le seuil strictement positif $1 - \frac{1}{R_0}$.

Dans ce papier, nous avons élargi la construction de l'environnement au cas d'un environnement non homogène et périodique dans le temps. Nous avons prolongé la définition de R_0 à ce type d'environnement de la même façon que pour les cas précédemment exposés à l'aide de l'exposant de Lyapunov.

1.3.3 A meningitis model in a periodic environment

Dans ce travail, qui est en développement, nous considérons une étude d'un modèle stochastique connu SIRYX de la méningite (Stollenwerk and Jansen, 2003) avec des paramètres qui dépendent périodiquement du temps.

1.4 Conclusions et perspectives

Nous nous sommes intéressés dans cette thèse à l'étude de modèles en dynamique des populations dans un environnement aléatoire. Nous avons apporté certaine contribution à la modélisation de dynamique des populations généralement, et particulièrement, les dynamiques dans un environnement aléatoire, mais, comme le signale Metz (voir la préface), il faut encore pousser ces constructions pour développer des applications profondes (théoriques ou réelles).

Nous nous fixons comme objectif de chercher à appliquer nos résultats à des cas réels. Nous chercherons par exemple à modéliser des maladies infectieuses où l'infectivité peut-être calculée sur deux périodes : une période favorable et une autre non-favorable à la propagation de la maladie, soit donc $K = 2$. Les taux de transition, on peut les déterminer par approximation de la durée moyenne de chaque période.

Une autre direction qui commence à se dessiner est l'étude de modèles stochastiques non linéaires. On peut se poser des questions sur le comportement asymptotique du temps moyen de l'extinction par rapport de la taille totale de la population, pour des modèles stochastiques des dynamiques épidémiologiques, tels que pour le SIR, SIS ou SEIR, avec des processus de type naissance et mort non linéaires.

Une autre idée consiste à voir de près de la définition du R_0 dans un environnement aléatoire avec les mêmes mécanismes exposés ici et dans (Inaba, 2012).

Les questions associées aux modèles épidémio-écologique, forment une autre direction de recherche (Roberts and Heesterbeek, 2013).

Nous tenterons d'apporter d'autres contributions à la modélisation de dynamique des populations, et particulièrement l'épidémiologie mathématique, dans un environnement aléatoire.

Chapitre 2

Quelques rappels

Le but de ce chapitre est d'énoncer certains résultats liés à la théorie de dynamique des populations. Nous nous proposons de rappeler quelques résultats sur la théorie des matrices positives (le théorème de Perron-Frobenius), opérateurs positifs sur un espace de Banach ordonné (le théorème de Krein-Rutman), les processus de branchement et les exposants de Lyapunov. Les deux premières sections énoncent deux résultats célèbres, qui sont utiles dans l'étude de comportement asymptotique d'un système dynamique et dont est issu le théorème fondamental de démographie ; qui donne la distribution stationnaire (asymptotique) d'une population dirigée par une matrice primitive ou irréductible. La troisième section traite des processus de branchement, pour une vue historique de ce sujet le lecteur peut consulter la note de Jagers (Some Notes on the History of Branching Processes, from my Perspective. Lecture at the Oberwolfach Symposium on "Random Trees", 18-24 January, 2009) qui se trouvent sur sa page personnelle. La dernière section présente les exposants de Lyapunov du système (1.7) dont le plus grand décide pour la stabilité de l'état stationnaire du système. Nous donnons les références les plus essentielles et classiques pour chaque section.

2.1 Théorème de Perron-Frobenius

Dans le cas d'un environnement constant, l'opérateur qui définit l'évolution des générations de la population est une matrice avec certaines propriétés. Dans toutes sortes de dynamique, la question de stationnarité asymptotique est d'une grande importance pour une prédiction de la dynamique dans le futur. Ici, nous proposons de rappeler le théorème de Perron-Frobenius qui assure cette 'ergodicité'. Dans ce but, nous citons les grandes lignes de la théorie des matrices positives. Nous donnons (Seneta , 2006; Berman and

Plemmons, 1994) comme références principales.

Soit T une matrice carrée de taille m ; qui serait, juste pour garder les mêmes notations, de même taille que du vecteur $X(t)$. Dans toute la suite les matrices seront de taille m . On note $\sigma_p(T)$, l'ensemble des complexes λ tel que la matrice $\lambda I - T$ n'est pas inversible, le spectre ponctuel de T et par $\rho(T)$, le maximum de l'ensemble $\{|\lambda|, \lambda \in \sigma_p(T)\}$, le rayon spectral de T .

Définition 2.1.1

- On dit que T est positive et on note $T \geq 0$, si tous les éléments $T_{i,j}$ de T sont positifs.
- T est strictement positive et on note $T > 0$, si tous les éléments $T_{i,j}$ de T sont strictement positifs.
- T est à hors diagonale positive, si tous les éléments $T_{i,j}(1 - \delta_{i,j})$ sont positifs, où $\delta_{i,j}$ est le symbole de Kronecker qui égale à l'indicatrice de $\{i = j\}$.
- $T \geq 0$ est irréductible si son graphe est indécomposable en deux parties disjointes et non accessibles l'une de l'autre (tous deux nœuds de $\{1, \dots, m\}$ sont connectés par un chemin), ou il existe un k tel que $(T + I)^k > 0$ ou encore si $(T + I)^{m-1} > 0$.
- $T \geq 0$ est primitive s'il existe k tel que $T^k > 0$.
- T est essentiellement strictement positive, si T est irréductible et à hors diagonale positive.

Étant données deux matrices positives T et S , les propriétés suivantes sont vérifiées :

Proposition 2.1.1

1. Si $T \leq S$, alors pour chaque $n \in \mathbb{N}^*$, nous avons $0 \leq T^n \leq S^n$ et les norme matricielles usuelles sur l'ensemble des matrices positive sont monotones.
2. Si $T \leq S$, alors $0 \leq \rho(T) \leq \rho(S)$.
3. On a les estimations suivantes

$$\min_j \sum_i T_{i,j} \leq \rho(T) \leq \max_j \sum_i T_{i,j} = |T|_1. \quad (2.1)$$

$$\min_i \sum_j T_{i,j} \leq \rho(T) \leq \max_i \sum_j T_{i,j} = |T|_\infty. \quad (2.2)$$

Ainsi,

- Si $T > 0$, alors $\rho(T) > 0$.
- De plus, si $T \geq 0$ et irréductible, alors également $\rho(T) > 0$.

Pour $P = \text{diag}\{x_1, \dots, x_m\}$ où $x_i > 0$, nous avons $\rho(T) = \rho(P^{-1}TP)$, comme $(P^{-1}TP)_{i,j} = x_i^{-1}T_{i,j}x_j$, nous avons

$$\min_j x_j \sum_i x_i^{-1} T_{i,j} \leq \rho(T) \leq \max_j x_j \sum_i x_i^{-1} T_{i,j}. \quad (2.3)$$

$$\min_i x_i^{-1} (Tx)_i = \min_i x_i^{-1} \sum_j T_{i,j} x_j \leq \rho(T) \leq \max_i x_i^{-1} \sum_j T_{i,j} x_j = \max_i x_i^{-1} (Tx)_i. \quad (2.4)$$

Donc, pour $x > 0$ et $a, b \geq 0$, nous avons

$$[ax \leq Tx \leq bx] \implies [a \leq \rho(T) \leq b]. \quad (2.5)$$

Ce résultat, est encore juste, pour des inégalités strictes au lieu des inégalités larges.

4. Si la somme de toutes les lignes de T est égale à une constante $|T|_1$, alors $\rho(T) = |T|_1$.
5. Si la somme de toutes les colonnes de T est égale à une constante $|T|_\infty$, alors $\rho(T) = |T|_\infty$.

Remarque 2.1.1

Le fait de travailler avec des matrices positives $T \leq S$ permet de conclure que $|T| \leq |S|$. Normalement, on utilise une norme usuelle. Par exemple,

$$|T| = |T|_1 = \max_j \sum_i |T_{i,j}| = \max_j \sum_i T_{i,j}.$$

Or $T_{i,j} \leq S_{i,j}$ pour chaque paire (i, j) , alors

$$|T| = \max_j \sum_i T_{i,j} \leq \max_j \sum_i S_{i,j} = |S|.$$

Remarque 2.1.2

Soit $x > 0$ un vecteur et notons x^{-1} le vecteur dont les composantes sont $1/x_i$. Notons, T^t le transposé de T . Les équations (2.3) et (2.4) peuvent se réécrire sous la forme :

$$\min_j x_j (T^t x^{-1})_j \leq \rho(T) \leq \max_j x_j (T^t x^{-1})_j. \quad (2.6)$$

$$\min_i x_i^{-1} (Tx)_i \leq \rho(T) \leq \max_i x_i^{-1} (Tx)_i. \quad (2.7)$$

Remarque 2.1.3

Si $T \geq 0$ admet $x > 0$ pour vecteur propre, alors

- x est un vecteur propre associé à $\rho(B)$. En effet, $Tx = \lambda x$ est un cas particulier des inégalités de la dernière proposition, alors $\rho(T) = \lambda$.
Donc

$$\rho(T) := \max_{y>0} \min_i y_i^{-1}(Ty)_i = \max_{y>0} \max_i y_i^{-1}(Ty)_i.$$

- Notons $x_0 := \min_i x_i$ et $x_\infty := \max_i x_i$, pour chaque entier n , nous avons

$$\frac{x_0}{x_\infty} \rho(T)^n \leq \sum_j (T^n)_{i,j} \leq \frac{x_\infty}{x_0} \rho(T)^n.$$

En particulier

$$\rho(T) = \lim_{n \rightarrow \infty} [\sum_j (T^n)_{i,j}]^{1/n}, \quad \forall i. \quad (2.8)$$

Remarque 2.1.4

Si T est irréductible et $m > 2$, alors $\rho(T) > 0$.

Considérons $T > 0$ une matrice strictement positive, alors

- Si (λ, x) est un couple tel que $Tx = \lambda x$, $x \neq 0$ et $|\lambda| = \rho(T)$, alors $|x| > 0$ (le vecteur dont les composantes sont $(|x_i|)$) et $T|x| = \rho(T)|x|$.
i.e. $\rho(T)$ est une valeur propre de T .
- Si (λ, x) est un couple tel que $Tx = \lambda x$, $x \neq 0$ et $|\lambda| = \rho(T)$, alors il existe θ tel que $x = e^{i\theta}|x|$.

Pour une idée de preuve, nous avons

$$\rho(T)|x| = |\lambda x| = |Tx| \leq |T||x| = T|x|.$$

Si $\rho(T)|x| < T|x|$, donc, si on note $z = T|x|$, nous avons $\rho(T)|z| < Tz$, ainsi $\rho(T) < \rho(T)$ est impossible ; c'est à dire

$$\rho(T)|x| = T|x|.$$

Le fait que $|x| > 0$ est un résultat facile à avoir.

Proposition 2.1.2

- Une matrice T est à hors diagonale positive si et seulement si $e^{tT} \geq 0$ pour tout t positif.
- Une matrice T est à exposant essentiellement strictement positif si et seulement si $e^{tT} > 0$ pour tout t positif.

Proposition 2.1.3

Soit T une matrice à hors diagonale positif. Alors, $s(T) < 0$ si et seulement si T est inversible et $-T^{-1} = \int_0^\infty e^{tT} dt \geq 0$.

Proposition 2.1.4

Soit $T \geq 0$ et considérons, pour un réel s , $T_s = s - T$. Alors nous avons

- T_s est inversible d'inverse $T_s^{-1} \leq 0$, si et seulement si, $s(T) < s$.
- T_s est inversible d'inverse $T_s^{-1} < 0$, si et seulement si, $s(T) < s$ et T est irréductible.

Maintenant nous arrivons à l'énoncé du théorème de Perron-Frobenius sous la variante forte et une version plus faible .

Théorème 2.1.1

Soit T une matrice strictement positive, alors

- $\rho(T)$ est une valeur propre dominante de T ; i.e.

$$\forall \lambda \in \sigma_p(T) : \lambda \neq \rho(T), \text{ nous avons } |\lambda| < \rho(T).$$

- $\rho(T)$ est une valeur propre simple de T ; i.e. il existe un unique (à constante près) vecteur $x > 0$ de norme $|x|_1 = 1$ et tel que $Tx = \rho(T)x$.
- Notons u (resp. v) le vecteur propre à droite (resp. à gauche) associé à $\rho(T)$ tel que $\langle u | v \rangle = \sum_i u_i v_i = 1$. Notons T_* la matrice vu' , alors

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{1}{\rho(T)} T \right]^n = T_*.$$

Théorème 2.1.2

Soit T une matrice positive irréductible, alors

- $\rho(T)$ est une valeur propre de T .
- $\rho(T)$ est une valeur propre simple ; i.e. il existe un unique (à constante près) vecteur $x > 0$ de norme $|x|_1 = 1$ et tel que $Tx = \rho(T)x$.

Remarque 2.1.5

- Soit $\lambda \in \sigma_p(T)$ telle que $|\lambda| = \rho(T)$ et x le vecteur propre associé à λ , alors il existe θ tel que $y = e^{i\theta}x > 0$ et par linéarité de T , nous avons $Ty = \lambda y$, donc nécessairement $\lambda > 0$; i.e $|\lambda| = \lambda = \rho(T)$.
- Le théorème 2.1.1 est valable pour toute matrice positive irréductible et primitive.
- Dans un contexte de démographie, le dernier point du théorème 2.1.1 donne le théorème fondamental de démographie.

2.2 Théorème de Krein-Rutman

Dans le cas d'un environnement périodique, le "next generation operator" est un opérateur qui s'applique sur l'espace des fonctions continues et périodiques, qui est un espace de Banach pour la norme de convergence

uniforme. Le théorème de Krein-Rutman permet de généraliser le théorème de Perron-Frobenius pour le cas des opérateurs sur des espaces de Banach ordonnés. Comme référence, on donne (Inaba, 2012; Degla, 2008; Dautray and Lions, 1984).

On se donne $(E, |\cdot|)$ un espace de Banach et E_+ le cône positif de E ; i.e. un sous ensemble non vide et fermé de E tel que :

- $E_+ \neq \{0\}$,
- $E_+ + E_+ \subset E_+$,
- $\mathbb{R}_+ E_+ \subset E_+$,
- $E_+ \cap (-E_+) = \{0\}$.

On dit que E_+ est total, si

$$\overline{E_+ - E_+} = E. \quad (2.9)$$

On dit que E_+ est solide, si

$$\text{int} E_+ \neq \emptyset. \quad (2.10)$$

Ainsi, nous définissons la relation d'ordre \leq sur E comme suit

$$\forall x, y \in E : \quad x \leq y \Leftrightarrow y - x \in E_+. \quad (2.11)$$

On dit que E_+ est normal, s'il existe $b > 0$ tel que

$$|x| \leq b|y| \text{ pour chaque } 0 \leq x \leq y \in E. \quad (2.12)$$

Si $E_+ - E_+ = E$, on dit que E_+ est un ensemble générateur de E .

Remarque 2.2.1

Tout cône solide est un ensemble générateur. En effet, supposons que E_+ est d'intérieur non vide et soit $x_0 \in E_+$, $r_0 > 0$ tels que $\bar{B}(x_0, r_0) \subset E_+$. Soit, maintenant, $x \in E \setminus \{0\}$ et définissons

$$y = \frac{r_0}{|x|} x + x_0.$$

Alors, $y \in \bar{B}(x_0, r_0)$; i.e. $y \in E_+$. Or

$$x = \frac{|x|}{r_0} (y - x_0) \in E_+ - E_+.$$

Soit E' le dual topologique de E i.e. l'ensemble des formes linéaires continues de E . Définissons le cône dual E'_+ de E_+ comme suit

$$x' \in E'_+ \Leftrightarrow \langle x' | x \rangle = x'(x) \geq 0, \quad \forall x \in E_+. \quad (2.13)$$

Soit $\bar{E} := E'_+ - E'_+$, alors (\bar{E}, E'_+) est un espace de Banach ordonné. Un élément $x \in E_+$ est dit quasi-intérieur, si $\langle E'_+ \setminus \{0\} | x \rangle > 0$.

Soit $T \in \mathcal{B}(E)$, $\mathcal{B}(E)$ étant l'ensemble des opérateurs linéaires bornés, nous avons les définitions-notations suivantes :

- T est positif ($T \geq 0$) si, et seulement, si

$$TE_+ \subset E_+. \quad (2.14)$$

- T est strictement positif ($T > 0$) si, et seulement, si

$$TE_+ \setminus \{0\} \subset E_+ \setminus \{0\}. \quad (2.15)$$

- T est fortement positif ($T >> 0$) si, et seulement, si

$$TE_+ \setminus \{0\} \subset \text{int}E_+. \quad (2.16)$$

Notons $\rho(T)$ ¹ le rayon spectral de T et $\sigma_p(T)$ l'ensemble spectre ponctuel de T ; i.e. l'ensemble des valeurs propres de T . Nous avons le résultat suivant dit théorème de Krien-Rutman :

Théorème 2.2.1

Soient (E, E_+) un espace de Banach total (E_+ est total) et $T \in \mathcal{B}(E)$ un opérateur compact et positif tel que $\rho(T) > 0$. Alors, $\rho(T)$ est une valeur propre de T associée à un vecteur propre $u \in E_+ \setminus \{0\}$.

Une version plus forte est comme suit

Théorème 2.2.2

Soient (E, E_+) un espace de Banach ordonné solide et $T \in \mathcal{B}(E)$ un opérateur compact et fortement positif. Alors, $\rho(T) \in \sigma_p(T) \cap (0, \infty)$ est une valeur propre simple et dominante avec un vecteur propre unique (à une constante près) $u \in E_+ \setminus \{0\}$.

Il existe un autre ensemble d'hypothèses pour assurer le même résultat que celui de Krein-Rutman (voir par exemple (Inaba, 2012) ou (Metz and Diekmann, 1986)). Étant donné un opérateur $T \in \mathcal{B}(E)$, considérons d'abord les notions suivantes

- T est semi-nonsupporting, si pour chaque (x, x') strictement positif, il existe n tel que $\langle x' | T^n x \rangle > 0$.

1. On rappelle que

$$\rho(T) := \sup\{|\lambda|, \text{ tel que l'opérateur } \lambda - T \text{ n'est pas inversible } \}. \quad (2.17)$$

- T est nonsupporting, si pour chaque (x, x') strictement positif, il existe n tel que $\langle x' | T^n x \rangle > 0$, pour chaque $k \geq n$.
- T est strictement nonsupporting, si pour chaque x strictement positif, il existe n tel que $T^n x$ est quasi-intérieur, pour chaque $k \geq n$.

voir (Sawashima, 1964) et (Marek, 1970).

Théorème 2.2.3

Supposons que $\rho(T)$ est un pôle de l'opérateur résolvant $R(\sigma, T) := (\sigma - T)^{-1}$.

Si T est semi-nonsupporting, alors

- $\rho(T) \in \sigma_p(T)^*$ est un pôle simple de R ;
- il existe $u \in X_+$ quasi intérieur tel que l'espace propre associé à $\rho(T)$ $E_{\rho(T)}$ est $\text{vect}\{u\}$. Tout autre vecteur propre positif de T est proportionnel à u ;
- $E'_{\rho(T)} = \text{vect}\{u'\}$, avec $u' \in X_+^*$.

Si T est nonsupporting, alors nous avons

- $\rho(T)$ est dominante ;
- l'opérateur limite

$$T_1 := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{\rho(T)^n} T^n, \quad (2.18)$$

existe et il est strictement nonsupporting, de plus pour $C_0 := C(\rho(T), r) \setminus \sigma_p(T)$, nous avons

$$T_1 = \frac{1}{2\pi i} \int_{C_0} R(\sigma, T) d\sigma. \quad (2.19)$$

Corollaire 2.2.1

Si T est nonsupporting et à puissance compact sur un espace de Banach ordonné et total (X, X_+) . Les assertions du théorème précédent sont encore justes.

Théorème 2.2.4

L'application ρ

- est continue sur l'ensemble des opérateurs bornés compacts,
- est croissante sur l'ensemble des opérateurs bornés positifs,
- est strictement croissante sur l'ensemble des opérateurs compacts semi-nonsupporting.

2.3 Processus de Branchement

Dans cette section, nous donnons la construction basique des processus de branchement, dans un environnement constant pour une loi de survie exponentielle.

L'entier m désigne, comme dans le premier chapitre, le nombre des types de particules, $n = (n_i)_{i=1}^m$ un élément de \mathbb{N}^m et $p_j(n)$ la probabilité qu'un individu de type j donne naissance à n_i individus de type i . Définissons la fonction génératrice associée à ces probabilités

$$g(x) := \sum_n p(n) x_1^{n_1} \cdots x_m^{n_m}, \quad x \in [0, 1]^m. \quad (2.20)$$

Nous supposons qu'un individu de type i à un temps de survie réparti suivant une loi exponentielle $\mathcal{Exp}(\alpha_i)$. Après avoir construit la loi de reproduction, on passe à décrire notre processus $Z = (Z_t)$ où la valeur Z_t^i représente le nombre des individus de type i à l'instant t . Notons $e_i = (\delta_{ij})_j$ le i -ème vecteur de la base canonique de l'espace vectoriel \mathbb{R}^m . L'évolution de Z est donnée par le biais de sa fonction génératrice $g_i(t, x)$. Soit

$$\begin{aligned} g_i(t, x) &= \mathbb{E}_i(x_1^{Z_t^1} \cdots x_m^{Z_t^m}) \\ &= \mathbb{E}(x_1^{Z_t^1} \cdots x_m^{Z_t^m} | Z_0 = e_i) \\ &= \sum_n p_{n, e_i}(t) x_1^{n_1} \cdots x_m^{n_m}, \end{aligned}$$

où

$$p_{n, e_i}(t) = \mathbb{P}(Z_t = n | Z_0 = e_i).$$

Nous supposons la propriété de branchement,

$$p_{n, u}(t) = p_{n, e_1}^{*u_1} * \cdots * p_{n, e_m}^{*u_m}(t), \quad (2.21)$$

cette propriété peut-être formuler autrement par dire que la loi de $Z_t | Z_0 = u$ est la somme des lois de $(Z_t^{*u_i} | Z_0 = e_i)_{i=1}^m$, où encore la loi de $Z_t^{*u_i} | Z_0 = e_i$ est la somme u_i fois de la loi de $Z_t | Z_0 = e_i$. Alors, nous avons

1. Propriété de semi-groupe $g(t + s, x) = g(t, g(s, x))$.
2. Les équations de Kolmogorov
 - Backward

$$\frac{\partial}{\partial t} g_i(t, x) = \sum_{j=1}^m \alpha_j (g_j(x) - x_j) \frac{\partial}{\partial x_j} g_i(t, x).$$

- Forward

$$\frac{\partial}{\partial t} g_i(t, x) = \alpha_i [g_i(g(t, x)) - g_i(t, x)].$$

Soit M et $M(t)$ les matrices (supposées être finis) des moments de la loi de la reproduction et la loi de Z_t , respectivement. Nous avons

- $\mathbb{E}_{Z_0}(Z_t) = Z_0 M(t)$.
- $M(t+s) = M(t)M(s)$, avec $M(0+) = I$.

Alors, $M(t) = \exp(Ct)$ où $C = \text{diag}(\alpha_i)(M - I)$.

L'extinction, donc, peut-être définie à partir : est-ce que le 0 est stable ou non pour le système

$$\frac{d}{dt}M(t) = CM(t). \quad (2.22)$$

Pour la construction d'un processus de branchement dans un environnement périodique ou aléatoire, on part de la même construction et on change $f(x)$ par $f(t, x)$ et α_i par $\alpha_i(t)$ pour décrire une loi de reproduction qui dépend du temps (Jagers, 1987; Klein and Macdonald, 1980; Athreya and Karlin, 1971; Athreya and Ney, 1972).

Remarque 2.3.1

Nous notons que dans le cas non autonome, le temps de survie n'est pas une variable aléatoire de loi exponentielle et les $\alpha_i(t)$ définiront les taux avec lesquels les individus vont se transformer.

2.4 Exposants de Lyapunov

Dans cette section, nous présentons certaines idées sur les exposants de Lyapunov dans un environnement aléatoire. On utilise les mêmes notations introduites dans le premier chapitre.

Considérons le système m -dimensionnelle

$$\frac{d}{dt}X(t) = M(\theta(t))X(t), \text{ et } X(0) \text{ donné.} \quad (2.23)$$

Nous rappelons que par construction $M(\cdot)$ est bornée et ce système est bien posé et globalement défini. Alors, par le théorème de Oseledec (voir (Arnold and Wihstutz, 1986)), nous avons

$$\lambda(X(0)) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log |X(t, X(0))|, \quad (2.24)$$

existe presque sûrement et appartient à un ensemble fini

$$\{\lambda_p < \lambda_{p-1} < \dots < \lambda_1 = \lambda\}, \quad (2.25)$$

tel que chaque λ_i est répété m_i fois de sorte que

$$m_p + m_{p-1} + \dots + m_1 = m \quad (2.26)$$

De plus, nous pouvons construire des espace $E_i = \{X(0), \text{ tel que } \lambda_{i-1} < \lambda(X(0)) \leq \lambda_i\}$ tel que $\dim(E_i) = m_i$ et

$$\lambda_i = \lambda(E_i). \quad (2.27)$$

Supposons, maintenant, que θ est déterministe et notons, pour la simplicité, $M(\theta(t)) = M(t)$. Une condition souvent imposée est le fait de la bornitude uniforme de $M(\cdot)$; i.e. $\sup_t |M(t)| \leq d$. Donc, en notant D la matrice dont tous les coefficients sont égaux à d , nous aurons $X(t)$ la solution de (2.23) est inférieur à $Y(t) = \exp[Dt]X(0)$. Donc, clairement, $X(t)$ est au plus exponentielle (exactement, c'est $|X(t)|$ qui est au plus exponentielle). Par suite

$$\lambda(X(0)) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log |X(t, X(0))|, \quad (2.28)$$

est un élément de $[-\infty, \infty)$ (à cause de la solution nulle de (2.23)). Par unicité de solution de (2.23), on a $X(t, \alpha X(0)) = \alpha X(t, X(0))$, pour un réel non nul α . Donc $\lambda(\alpha X(0)) = \lambda(X(0))$, pour tout réel non nul α . Soit $X_1(0)$ une autre condition initiale différente de $X(0)$. Clairement, nous avons $\lambda(X(0) + X_1(0)) \leq \max\{\lambda(X(0)), \lambda(X_1(0))\}$. Supposons, maintenant que $\lambda(X(0)) < \lambda(X_1(0))$. Nous avons

$$\lambda(X_1(0)) = \lambda([X_1(0) + X(0)] - X(0)) \leq \max\{\lambda(X_1(0) + X(0)), \lambda(X(0))\}. \quad (2.29)$$

Puisque $\lambda(X(0)) < \lambda(X_1(0))$, alors

$$\max\{\lambda(X_1(0) + X(0)), \lambda(X(0))\} = \lambda(X_1(0) + X(0)). \quad (2.30)$$

Donc

$$\lambda(X(0) + X_1(0)) = \max\{\lambda(X(0)), \lambda(X_1(0))\}. \quad (2.31)$$

Cette dernière propriété montre que si $(\lambda(v_i))_{i=1}^q$ sont différent pour $(v_i)_{i=1}^q$ des vecteurs non nul, alors $(v_i)_{i=1}^q$ sont linéairement indépendants. En effet, par absurde soit $(\alpha_i)_{i=1}^q$ non tous nul tel que $\sum_i \alpha_i v_i = 0$. Alors, une contradiction aura place puisque

$$-\infty = \lambda(0) = \lambda(\sum_i \alpha_i v_i) = \max_i \lambda(v_i) \neq -\infty. \quad (2.32)$$

Remarque 2.4.1

Clairement λ définira le taux de croissance asymptotique de (2.23) et décide pour la stabilité de la solution nulle. Pour calculer le plus grand exposant de Lyapunov, on considère le processus induit de θ et par (1.14), nous avons :

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{t_n} \log |C^{(\theta_{n-1})} C^{(\theta_{n-2})} \dots C^{(\theta_0)}|, \quad (2.33)$$

où $|\cdot|$ est une norme matricielle quelconque et

$$C^{(\theta_k)} = \exp[M(\theta_k)\tau_k]. \quad (2.34)$$

De plus, en remarquant que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{t_n}{n} = \sum_k \frac{1}{u_k q_k} > 0, \quad (2.35)$$

l'étude de la stabilité de la solution stationnaire du système 2.23 revient à calculer

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log |C^{(\theta_{n-1})} C^{(\theta_{n-2})} \dots C^{(\theta_0)}|. \quad (2.36)$$

Pour une preuve de 2.35, il faut écrire t_n comme étant $\sum_{i=0}^{n-1} \tau_i$ puis regrouper cette somme par état (Lawley et al., 2013).

A titre d'exemple, soit $m = 1$ et considérons le système

$$\frac{d}{dt}x(t) = [a(t) - b(t)]x(t), \quad x(0) \text{ donnée.} \quad (2.37)$$

Ce système a une solution explicite donnée par

$$x(t) = \exp\left(\int_0^t [a(s) - b(s)]ds\right)x(0). \quad (2.38)$$

Donc,

$$\lambda := \begin{cases} a - b & (\text{environnement constant}) , \\ \frac{1}{T} \int_0^T [a(s) - b(s)]ds & (\text{environnement périodique}) , \\ \sum_{k=1}^K [a_k - b_k]u_k & (\text{environnement aléatoire}) . \end{cases} \quad (2.39)$$

Ce qui permet le calcul de R_0 . Soit

$$R_0 := \begin{cases} \frac{a}{b} & (\text{environnement constant}) , \\ \frac{\frac{1}{T} \int_0^T a(s)ds}{\frac{1}{T} \int_0^T b(s)ds} & (\text{environnement périodique}) , \\ \frac{\sum_{k=1}^K a_k u_k}{\sum_{k=1}^K b_k u_k} & (\text{environnement aléatoire}) . \end{cases} \quad (2.40)$$

Toutefois le calcul de λ n'est pas possible, on procède par l'approximation. Un exemple pour le bruit Blanc-Noir est donné dans (Arnold and Kloeden, 1989).

Chapitre 3

On linear birth-and-death processes in a random environment¹

Abstract

We study the probability of extinction for single-type and multi-type continuous-time linear birth-and-death processes in a finite Markovian environment. The probability of extinction is equal to 1 almost surely if and only if the basic reproduction number R_0 is less than 1, the key point being to identify a suitable definition of R_0 for such a result to hold.

3.1 Introduction

A recent article by Bacaër and Ait Dads (2012) studied the probability of extinction ω for multi-type linear birth-and-death processes in a periodic environment. It was shown that $\omega = 1$ if a certain quantity—called the basic reproduction number and denoted R_0 following Dublin and Lotka (1925)—is less than 1, while $\omega < 1$ if $R_0 > 1$. The emphasis on the threshold parameter R_0 was motivated by epidemiological applications. The proof used the standard technique (Kendall, 1948) that considers the first-order linear partial differential equation satisfied by a generating function. For single-type models with T -periodic birth rate $a(t)$ and death rate $b(t)$, we have

1. Réalisé avec N. Bacaër, ce papier est publié chez Journal of Mathematical Biology.
Mots clés : Random environment ; Birth-and-death process ; Extinction probability ; Basic reproduction number.
MSC : 60J80 ; 92D25

$R_0 = (\int_0^T a(t) dt) / (\int_0^T b(t) dt)$. The same R_0 also serves as a threshold for periodic population models without demographic stochasticity (Bacaër and Guernaoui, 2006, Sect. 5).

The purpose here is to consider multi-type linear birth-and-death processes in a random environment. Let us try to summarize the literature related to this subject. For discrete-time population models in a random environment but without demographic stochasticity, Lewontin and Cohen (1969) noticed that the expected population may grow to infinity even if extinction occurs almost surely; see also Haccou et al. (2005). Athreya and Karlin (1971) studied discrete-time branching processes in a random environment, both in the single-type and the multi-type case. Cogburn and Torrez (1981) considered single-type linear birth-and-death processes in a random environment. For the special case of a finite number of environments, let (a_k, b_k) be the birth and death rates in environment k and let u_k be the average proportion of time spent in environment k . Their Corollary 3.2 suggested that $\omega = 1$ if and only if

$$\sum_k (a_k - b_k) u_k \leq 0. \quad (3.1)$$

Their proof was based on results due to Kaplan (1973). More recently Britton and Lindholm (2009) considered the same single-type process in the special case with two environments. They suggested that $\omega = 1$ if and only if $R_\star \leq 1$, where $R_\star = m_1 m_2$, $m_k = \int_0^\infty q_k e^{-q_k \tau} e^{(a_k - b_k) \tau} d\tau$, and q_k is the rate at which the environment leaves state k . They also showed that R_\star had the same position with respect to 1 as the spectral radius of the “next-generation matrix”

$$\begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} b_1 + q_1 & -q_2 \\ -q_1 & b_2 + q_2 \end{pmatrix}^{-1}, \quad (3.2)$$

which they called “ R_0 ”. Gray et al. (2012) considered a continuous-time population model in a random environment but without demographic stochasticity. They noticed that the position of

$$\frac{\sum_k a_k u_k}{\sum_k b_k u_k} \quad (3.3)$$

with respect to 1 served as a threshold for extinction but called it T_0 and kept the notation “ R_0 ” for the spectral radius of (3.2). Notice that the threshold given by (3.3) is the same as (3.1). Bacaër and Khaladi (2012) showed that (3.3) was the spectral radius of an infinite-dimensional next-generation operator and suggested to keep the notation R_0 for this number. For related problems concerning R_0 , see also Hernandez-Suarez et al. (2012) and Artaejo et al. (2013). As we shall see below, apart from the problem with the

notations, (3.3) and R_* (or the spectral radius of (3.2)) may not have the same position with respect to 1.

rete-time framework of Athreya and Karlin (1971). We also discuss in detail a simple example with just two environments, which hopefully will clarify the issues concerning the definition of R_0 mentioned above. Section 3.3 studies the probability of extinction for multi-type populations in a continuous-time framework. We reduce once again the problem to the discrete-time framework of Athreya and Karlin (1971). This seems possible only because we consider a finite number of environments. The approach following Kendall (1948) may also be generalized to the multi-type case using the results of Chueshov (2002) or Benaïm and Schreiber (2009), possibly without the restriction of a finite number of environments. Some numerical results are presented. The conclusion suggests some directions for further extensions.

3.2 The single-type model

3.2.1 The probability of extinction

Consider a single-type linear birth-and-death process in a variable environment. Call $a(t)$ the birth rate and $b(t)$ the death rate at time t . Assume that $a(t) = a_{\theta(t)}$ and $b(t) = b_{\theta(t)}$, where $\theta(t)$ is a stochastic process with values in $\{1, 2, \dots, K\}$ representing different environments. Assume that $a_k > 0$ and $b_k > 0$ for all k . Assume that the transition between the environments follows a homogeneous continuous-time Markov chain. For $k \neq \ell$, let $Q_{k,\ell} \geq 0$ be the rate at which the environment may switch from ℓ to k . Let Q be the corresponding transition matrix with $Q_{\ell,\ell} = -q_\ell$ and $q_\ell = \sum_{k \neq \ell} Q_{k,\ell}$. Assume that the matrix Q is irreducible. This implies that $q_k > 0$ for all k . It follows also that there is a unique stationary positive probability distribution u such that $Qu = 0$, $\sum_k u_k = 1$, and $u_k > 0$ for all k (Pardoux, 2008, p. 147). Let R_0 be given by formula (3.3). Let ω be the probability of extinction starting from one individual at time 0 in environment k_0 . The following proposition, though a special case of the results of Cogburn and Torrez (1981), will be proved in a somewhat simpler way and by two different arguments.

Proposition 3.2.1

If $R_0 \leq 1$, then $\omega = 1$ almost surely. If $R_0 > 1$, then $\omega < 1$ almost surely.

Proof

We know from Kendall (1948, Eq. (18)) that

$$\omega = 1 - \frac{1}{1 + \int_0^\infty b(s) \exp\left[\int_0^s (b(v) - a(v)) dv\right] ds}, \quad (3.4)$$

whether the integral in the denominator is finite or infinite. It follows from the ergodic theorem (Pardoux, 2008, p. 150) that

$$\lim_{s \rightarrow +\infty} \frac{1}{s} \int_0^s (b(v) - a(v)) dv = \sum_k (b_k - a_k) u_k$$

almost surely. If $R_0 < 1$, then $\sum_k (b_k - a_k) u_k > 0$ and the integral in the denominator of (3.4) diverges. So $\omega = 1$. If $R_0 > 1$, then $\sum_k (b_k - a_k) u_k < 0$ and the integral in the denominator of (3.4) converges. So $\omega < 1$.

We did not consider the critical case $R_0 = 1$. However here is a second proof of Prop. 3.2.1, which covers also the critical case.

Proof

The continuous-time environmental process with K states may be viewed as a discrete-time Markov chain on the state space $\mathcal{X} = \{1, 2, \dots, K\} \times \mathbb{R}_+$, each time step corresponding to the time between two switches of the environment. Instead of saying, e.g., that the environment is in state k for t units of time and then in state k' for t' units of time (with $k' \neq k$), we say that state $(k, t) \in \mathcal{X}$ is followed by state $(k', t') \in \mathcal{X}$. The probability for the environment k to be followed by the environment k' is

$$\Pi_{k',k} = \begin{cases} \frac{Q_{k',k}}{q_k} & \text{if } k' \neq k, \\ 0 & \text{if } k' = k. \end{cases}$$

The environment k' lasts between t' and $t' + dt'$ (dt' infinitely small) units of time with a probability $q_{k'} e^{-q_{k'} t'} dt'$. So the probability for the environment k lasting t units of time to be followed by the environment k' lasting between t' and $t' + dt'$ units of time is

$$P_{(k,t) \rightarrow (k',t')} dt' = \Pi_{k',k} q_{k'} e^{-q_{k'} t'} dt'.$$

Notice that

$$\int_0^\infty \sum_{k'} P_{(k,t) \rightarrow (k',t')} dt' = 1.$$

More generally, for $z \in \{1, 2, \dots\}$, the z -step transition probability is given by

$$P_{(k,t) \rightarrow (k',t')}^{(z)} dt' = (\Pi^z)_{k',k} q_{k'} e^{-q_{k'} t'} dt',$$

where Π^z is the z^{th} power of the matrix $\Pi = (\Pi_{k',k})$. As $Qu = 0$ is equivalent to $\sum_{k \neq k'} Q_{k',k} u_k = q_{k'} u_{k'}$ for all k' , one can check that

$$w_{k,t} = \frac{q_k u_k}{\sum_\ell q_\ell u_\ell} q_k e^{-q_k t} \tag{3.5}$$

satisfies

$$\sum_k \int_0^\infty w_{k,t} dt = 1 \quad \text{and} \quad \sum_k \int_0^\infty w_{k,t} P_{(k,t) \rightarrow (k',t')} dt = w_{k',t'}$$

for all $(k', t') \in \mathcal{X}$. So $(w_{k,t})$ is a stationary probability distribution and the Markov chain on \mathcal{X} is positive recurrent (Meyn and Tweedie, 1993). Athreya and Karlin (1971) mention in a remark following their Theorem 4 that their results hold not just for irreducible positive recurrent Markov chains on countable state spaces but also for stationary ergodic processes on general (non-countable) state spaces such as \mathcal{X} .

Between the switches we have a simple birth and death process in a constant environment. In an environment k lasting t units of time, let $\phi_{k,t}(x)$ be the generating function of the population at the end of the time interval starting from one individual at the beginning of the time interval :

$$\phi_{k,t}(x) = \frac{b_k(1-x)e^{t(a_k-b_k)} + a_kx - b_k}{a_k(1-x)e^{t(a_k-b_k)} + a_kx - b_k}$$

if $a_k \neq b_k$ while

$$\phi_{k,t}(x) = \frac{x + (1-x)a_kt}{1 + (1-x)a_kt}$$

if $a_k = b_k$ (Hillion, 1986, p. 118). The expected population at the end of the time interval is equal to $\phi'_{k,t}(1) = e^{(a_k-b_k)t}$. The probability for the population to be extinct at the end of the time interval is

$$\phi_{k,t}(0) = \frac{1 - e^{(a_k-b_k)t}}{1 - e^{(a_k-b_k)t} a_k/b_k}$$

if $a_k \neq b_k$, while $\phi_{k,t}(0) = a_k t / (1 + a_k t)$ if $a_k = b_k$. If $a_k < b_k$, then $1 - \phi_{k,t}(0) \sim (1 - a_k/b_k) e^{(a_k-b_k)t}$ as $t \rightarrow +\infty$. If $a_k = b_k$, then $1 - \phi_{k,t}(0) \sim 1/(a_k t)$ as $t \rightarrow +\infty$. So one can easily check that

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(|\log(1 - \phi(0))|) &= \sum_k \int_0^\infty w_{k,t} |\log(1 - \phi_{k,t}(0))| dt < +\infty, \\ \mathbb{E}([\log \phi'(1)]^+) &= \sum_k \int_0^\infty w_{k,t} [\log \phi'_{k,t}(1)]^+ dt < +\infty, \end{aligned}$$

because of the exponential decrease of $w_{k,t}$ with respect to t . From Athreya and Karlin (1971), we conclude that $\omega = 1$ if and only if

$$\mathbb{E}(\log \phi'(1)) = \sum_k \int_0^\infty w_{k,t} \log \phi'_{k,t}(1) dt \leq 0.$$

As $\int_0^\infty t e^{-q_k t} dt = 1/(q_k)^2$, we get

$$\mathbb{E}(\log \phi'(1)) = \sum_k \int_0^\infty \frac{q_k u_k}{\sum_\ell q_\ell u_\ell} q_k e^{-q_k t} [(a_k - b_k)t] dt = \frac{\sum_k (a_k - b_k) u_k}{\sum_\ell q_\ell u_\ell}.$$

So $\omega = 1$ if and only if $R_0 \leq 1$.

3.2.2 An example and some remarks

As in the example of Britton and Lindholm (2009, Sect. 3), assume that there are two environments $(a_1, b_1) = (2.7, 2)$ and $(a_2, b_2) = (0.8, 2)$, and that the transition matrix is

$$Q = \begin{pmatrix} -q_1 & q_2 \\ q_1 & -q_2 \end{pmatrix}$$

with $q_1 = q_2 = 1$. Then $u_1 = q_2/(q_1 + q_2) = 0.5$, $u_2 = q_1/(q_1 + q_2) = 0.5$, and $R_0 = 0.875 < 1$. So $\omega = 1$. Numerical simulations tend to confirm this conclusion (Fig. 4.2a).

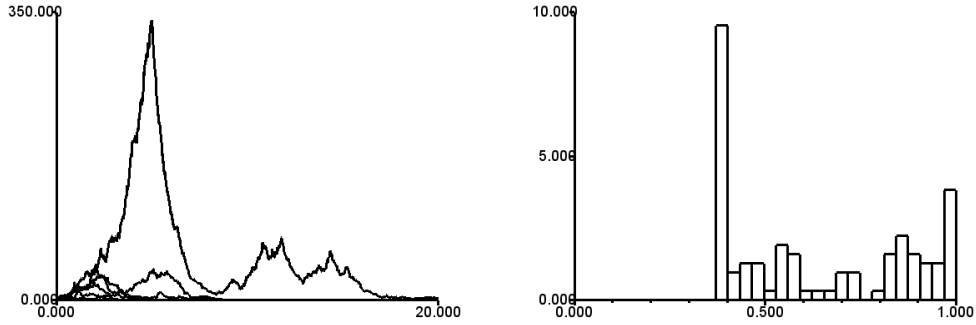


FIGURE 3.1 – Left (Fig. 1a) : 100 simulations of the population as a function of time t in the case $a_1 = 2.7$, starting from one individual in environment 1 ; all simulations go extinct. Right (Fig. 1b) : starting from one individual in environment 1 but with $a_1 = 5.4$, we simulated 1,000 histories for the environment and computed the corresponding probability of extinction ω by formula (3.4) ; the figure shows a histogram of the values taken by ω ($0 \leq \omega \leq 1$).

As another example, consider the same parameter values except that a_1 is doubled : $a_1 = 5.4$. In this case we have $R_0 = 1.55 > 1$. Fig. 4.2b shows a histogram of the probability of extinction ω starting with one person in environment 1. The mean probability of extinction is approximately 0.61 (it

would be 0.85 starting from environment 2). The histogram was obtained by approximating the continuous-time Markov chain governing the environment for $0 < t < 100$ by a discrete-time Markov chain with a time step $\varepsilon = 0.00005$. The computer chose randomly 1,000 realizations of this Markov chain, forming 1,000 environmental histories. The result of formula (3.4) for ω was then estimated numerically. Given that $b_1 = b_2$, $a_2 \leq a_1$ and $a_1 \geq b_1$, it follows easily from (3.4) that $\omega \geq b_1/a_1$, this lower bound being the probability of extinction if the environment were always 1. With the numerical values above we get $\omega \geq 2/5.4 \simeq 0.37$, in agreement with Fig. 4.2b.

Subcriticality of the discretized model. To plot Fig. 4.2 we discretized the continuous-time process using a time step $\varepsilon > 0$. For simplicity assume as in the example that there are just $K = 2$ environments. The column-stochastic transition matrix of the discrete-time Markov chain we used is

$$\mathcal{P} = \begin{pmatrix} 1 - q_1\varepsilon & q_2\varepsilon \\ q_1\varepsilon & 1 - q_2\varepsilon \end{pmatrix}.$$

Its stationary distribution ϖ is such that $\mathcal{P}\varpi = \varpi$ with $\sum \varpi_k = 1$. One gets $\varpi_1 = q_2/(q_1 + q_2)$ and $\varpi_2 = q_1/(q_1 + q_2)$, which are independent of ε and coincide with the stationary distributions u_1 and u_2 of the continuous-time process. If the environment is of type k ($k = 1$ or 2), we assumed that during one time step each individual has a probability $a_k\varepsilon$ of giving birth and a probability $b_k\varepsilon$ of dying. So each individual leads to 0 individual at the next time step with a probability $(1 - a_k\varepsilon)b_k\varepsilon$ [no birth, one death], to 1 individual with a probability $(1 - a_k\varepsilon)(1 - b_k\varepsilon) + a_k\varepsilon b_k\varepsilon$ [either no birth and no death or one birth and one death], and to 2 individuals with a probability $a_k\varepsilon(1 - b_k\varepsilon)$ [one birth, no death]. The mean of this distribution is $1 + a_k\varepsilon - b_k\varepsilon$. So according to the theory of discrete-time branching processes in a random environment (Athreya and Karlin, 1971), the process is subcritical and goes to extinction almost surely if and only if the threshold parameter

$$T(\varepsilon) = \sum_k \varpi_k \log(1 + (a_k - b_k)\varepsilon)$$

is nonpositive. Recall that $\varpi_k = u_k$. When $\varepsilon \rightarrow 0$, we see that $T(\varepsilon) \sim \varepsilon \sum_k u_k(a_k - b_k)$. This expression has the same sign as $R_0 - 1$.

Another way of using the discrete-time results of Athreya and Karlin. Another way of looking at this example with just two environments is to see it as a branching process in a sequence of independent identically distributed (i.i.d.) random “environments”. Indeed the sequence of environments

$1 \rightarrow 2$ repeats itself identically, the time spent in each environment being random. The probability for environment k ($k = 1$ or 2) to last between t_k and $t_k + dt_k$ units of time is $q_k e^{-q_k t_k} dt_k$; these probabilities are independent. The new environmental state space is thus $\{(t_1, t_2) \in (\mathbb{R}_+)^2\}$. The expected growth during one sequence $1 \rightarrow 2$ knowing that each environment lasts t_k units of time is $\mathcal{M} = e^{(a_1 - b_1)t_1} e^{(a_2 - b_2)t_2}$. It follows from the theory of branching processes in i.i.d. environments (Athreya and Karlin, 1971) that $\omega = 1$ if and only if

$$\mathbb{E}(\log \mathcal{M}) = \int_0^\infty \int_0^\infty q_1 e^{-q_1 t_1} q_2 e^{-q_2 t_2} \log \left(e^{(a_1 - b_1)t_1} e^{(a_2 - b_2)t_2} \right) dt_1 dt_2 \leq 0.$$

But we see that

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\log \mathcal{M}) &= \int_0^\infty \int_0^\infty q_1 e^{-q_1 t_1} q_2 e^{-q_2 t_2} \left[(a_1 - b_1)t_1 + (a_2 - b_2)t_2 \right] dt_1 dt_2 \\ &= \int_0^\infty q_1 e^{-q_1 t_1} (a_1 - b_1)t_1 dt_1 + \int_0^\infty q_2 e^{-q_2 t_2} (a_2 - b_2)t_2 dt_2. \end{aligned}$$

So

$$\mathbb{E}(\log \mathcal{M}) = \frac{(a_1 - b_1)q_2 + (a_2 - b_2)q_1}{q_1 q_2}.$$

The sign of this quantity is the same as that of $R_0 - 1$. There is almost sure extinction if and only if $R_0 \leq 1$.

Another way of computing the probability of extinction. Let $p_{k,n}(t)$ be the probability that the population is in environment k at time t and consists of n individuals. The process is considered as a homogeneous continuous-time Markov chain on the product set $\{1, 2, \dots, K\} \times \mathbb{N}$. As in Eq. (2) of Yechiali (1973) we get

$$\begin{aligned} \frac{dp_{k,n}}{dt} &= - (a_k + b_k)n p_{k,n} + b_k(n+1)p_{k,n+1} + a_k(n-1)p_{k,n-1} \\ &\quad + \sum_{\ell \neq k} (Q_{k,\ell} p_{\ell,n} - Q_{\ell,k} p_{k,n}). \end{aligned} \tag{3.6}$$

Consider the embedded discrete-time Markov chain obtained by considering only the jumps of the continuous-time process. Once in state (k, n) , there is a probability $a_k n / (a_k n + b_k n + q_k)$ to move to state $(k, n+1)$, a probability $b_k n / (a_k n + b_k n + q_k)$ to move to state $(k, n-1)$, and a probability $Q_{\ell,k} / (a_k n + b_k n + q_k)$ to move to state (ℓ, n) for all $\ell \neq k$. Let us order the states (k, n) as follows : $(1, 0), \dots, (K, 0), (1, 1), \dots, (K, 1)$, etc. Let $\pi_{k,n}(j)$ be the probability of being in state (k, n) after j jumps. Let $\pi(j) = (\pi_{k,n}(j))$ be the vector of these probabilities, with the indexes (k, n) ordered as above.

Set $\delta_{k,\ell} = 1$ if $k = \ell$ and $\delta_{k,\ell} = 0$ if $k \neq \ell$: this is Kronecker's delta. For all n (either $n \geq 0$ or $n \geq 1$) and all $1 \leq k, \ell \leq K$, set

$$L_{k,\ell}^{(n)} = \frac{(n-1)a_\ell \delta_{k,\ell}}{(n-1)(a_\ell + b_\ell) + q_\ell}, \quad M_{k,\ell}^{(n)} = \frac{Q_{k,\ell}(1 - \delta_{k,\ell})}{n(a_\ell + b_\ell) + q_\ell},$$

$$N_{k,\ell}^{(n)} = \frac{(n+1)b_\ell \delta_{k,\ell}}{(n+1)(a_\ell + b_\ell) + q_\ell}.$$

Then

$$\pi_{k,n}(j+1) = L_{k,k}^{(n)}\pi_{k,n-1}(j) + \sum_{\ell \neq k} M_{k,\ell}^{(n)}\pi_{\ell,n}(j) + N_{k,k}^{(n)}\pi_{k,n+1}(j).$$

So $\pi(j+1) = H\pi(j)$, where the matrix H has the block-triangular structure

$$H = \begin{pmatrix} M^{(0)} & N^{(0)} & 0 & \cdots \\ L^{(1)} & M^{(1)} & N^{(1)} & \ddots \\ 0 & L^{(2)} & M^{(2)} & \ddots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots \end{pmatrix},$$

as in Eq. (1.1) of Gaver et al. (1984). Notice by the way that $L^{(1)} = 0$. For all $j \geq 0$, we have $\pi(j) = H^j\pi(0)$. The set of states (k, n) with $n = 0$ is absorbing. So the probability of extinction $\Omega_{k,n}$ starting from n people in environment k is the smallest solution of the system

$$\Omega = \Omega H, \quad \Omega_{k,0} = 1 \quad \forall k,$$

where Ω is the row vector $(\Omega_{k,n})$ with indexes ordered as before (? , p. 76). More explicitly we get

$$\Omega_{k,n} = \frac{\Omega_{k,n-1}nb_k}{n(a_k + b_k) + q_k} + \sum_{\ell \neq k} \frac{\Omega_{\ell,n}Q_{\ell,k}}{n(a_k + b_k) + q_k} + \frac{\Omega_{k,n+1}na_k}{n(a_k + b_k) + q_k},$$

which is equivalent to Eq. (4.1) of Cogburn and Torrez (1981). Ω may be computed numerically by truncating the matrices at a sufficiently large order and by taking the limit as $i \rightarrow +\infty$ of $\Omega^{(i)}$ with $\Omega^{(i+1)} = \Omega^{(i)}H$ and $\Omega_{k,n}^{(0)} = \delta_{n,0}$ for all k and all n . For the numerical examples we truncated at $n = 500$ and iterated until $i = 20,000$. With $a_1 = 2.7$ one gets $\Omega_{1,1} \simeq \Omega_{2,1} \simeq 1.0$. With $a_1 = 5.4$ one gets $\Omega_{1,1} \simeq 0.61$ and $\Omega_{2,1} \simeq 0.84$, in close agreement with the mean probability of extinction computed above.

3.2.3 Link with the expected population

Let $p(t, n)$ be the probability for the population to be of size n at time t . The threshold for ω is the same as for the growth or decay of the expected population $\mathcal{E}(t) = \sum_{n \geq 1} n p(t, n)$ for a randomly chosen environmental history. Indeed $d\mathcal{E}/dt = (a(t) - b(t))\mathcal{E}(t)$. It is clear that $\frac{1}{t} \log \mathcal{E}(t) \rightarrow (a_1 - b_1)u_1 + (a_2 - b_2)u_2$ almost surely as $t \rightarrow +\infty$. This limit has the same sign as $R_0 - 1$.

Another way of looking at this is to consider the sequence of environments $1 \rightarrow 2 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \dots$. Call $\tau_n^{(k)}$ the random time spent in environment k ($k = 1$ or 2) the n^{th} time ($n \geq 1$). In other words the environment is first in environment 1 during $\tau_1^{(1)}$ units of time, followed by environment 2 during $\tau_1^{(2)}$ units of time, followed by environment 1 during $\tau_2^{(1)}$ units of time, etc. After N periods $1 \rightarrow 2$, the expected population generated by one individual is

$$M_N = \exp \left(\sum_{n=1}^N (a_1 - b_1) \tau_n^{(1)} + (a_2 - b_2) \tau_n^{(2)} \right).$$

So

$$\begin{aligned} \frac{\log M_N}{N} &= (a_1 - b_1) \frac{\sum_{n=1}^N \tau_n^{(1)}}{N} + (a_2 - b_2) \frac{\sum_{n=1}^N \tau_n^{(2)}}{N} \\ &\xrightarrow{N \rightarrow +\infty} \frac{a_1 - b_1}{q_1} + \frac{a_2 - b_2}{q_2} = \frac{(a_1 - b_1)q_2 + (a_2 - b_2)q_1}{q_1 q_2}. \end{aligned}$$

This limit has the same sign as $R_0 - 1$ because $u_1 = q_2/(q_1 + q_2)$ and $u_2 = q_1/(q_1 + q_2)$. So M_N tends to 0 if $R_0 < 1$ and to $+\infty$ if $R_0 > 1$.

Notice however that these remarks are not directly related to Prop. 3.2.1 as they give information about the expected population, not about the probability for the population to go extinct. In fact, for discrete-time branching processes in a random environment, the population may well be subcritical and go extinct almost surely even if the expected population grows to infinity (Haccou et al., 2005, p. 51).

3.2.4 Further remarks

Another parameter related to the growth of some expectation. Gray et al. (2012) showed that the position of (3.3) with respect to 1 serves as a threshold between extinction and persistence for an ODE epidemic model of SIS type in a random environment, i.e., without demographic stochasticity. This R_0 was called T_0 by Gray et al. (2012) and \tilde{R}_0 by Britton and Lindholm (2009). Both references used the notation “ R_0 ” for a different quantity,

namely the spectral radius of (3.2) in the case of two environments, which we shall call R^* to avoid confusion; for discrete-time models, Bacaër and Khaladi (2012) called it R_* . As explained below the position of R^* with respect to 1 decides whether a certain expectation grows or decays. Here is how R^* can be obtained in general; for an informal computation for the special case $K = 2$, see Sect. 3 of Gray et al. (2012). Let us consider once again the continuous-time Markov chain on the product set $\{1, 2, \dots, K\} \times \mathbb{N}$ given by (3.6). Let $E_k(t) = \sum_{n \geq 1} n p_{k,n}(t)$ be the expectation. It follows easily that

$$\frac{dE_k}{dt} = (a_k - b_k)E_k + \sum_{\ell \neq k} (Q_{k,\ell}E_\ell - Q_{\ell,k}E_k).$$

Set $A = \text{diag}(a_1, \dots, a_K)$, $B = \text{diag}(b_1, \dots, b_K)$ and $E(t) = (E_1(t), \dots, E_K(t))$. Then $dE/dt = (A - B + Q)E$. Using standard results (Diekmann et al., 2013) we see that the expected vector $E(t)$ grows to infinity if and only if the spectral radius R^* of $A(B - Q)^{-1}$ is strictly bigger than 1. For the numerical example above with $a_1 = 2.7$, we get

$$R^* = \rho(A(B - Q)^{-1}) = \rho \left(\begin{array}{cc} \frac{a_1(b_2+q_2)}{b_1b_2+q_1b_2+q_2b_1} & \frac{a_1q_2}{b_1b_2+q_1b_2+q_2b_1} \\ \frac{a_2q_1}{b_1b_2+q_1b_2+q_2b_1} & \frac{a_2(b_1+q_1)}{b_1b_2+q_1b_2+q_2b_1} \end{array} \right) \simeq 1.057 > 1.$$

Recall that $R_0 = 0.875 < 1$ and $\omega = 1$ in this case. So the position of R^* with respect to 1 decides of the growth of the expectation $E(t)$ but does not give the right threshold for extinction.

Still another parameter. As already noted above, the sequence of environments is periodic when there are just two possible environments : $1 \rightarrow 2 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \dots$. The mean population generated by one individual t units of time after the environment has switched to state k is $e^{(a_k - b_k)t}$. Environment k lasts between t and $t+dt$ units of time with a probability $q_k e^{-q_k t} dt$. So the mean population m_k generated by one individual in environment k ($k = 1$ or 2) is

$$m_k = \int_0^\infty q_k e^{-q_k t} e^{(a_k - b_k)t} dt = \frac{q_k}{b_k + q_k - a_k} = \frac{1}{1 - \frac{a_k - b_k}{q_k}} \quad (3.7)$$

provided $b_k + q_k > a_k$, which happens to be the case in the example with $a_1 = 2.7$: $b_1 + q_1 - a_1 = 0.3$ and $b_2 + q_2 - a_2 = 2.2$. Notice that m_k is infinite when $b_k + q_k \leq a_k$. Now set $R_\star = m_1 m_2$ (not to confuse with R^* from the previous remark). In this way we get $R_\star = 1/0.66 \simeq 1.52 > 1$. Britton and Lindholm (2009, Sect. 3) suggested that $R_\star > 1$ was equivalent to $\omega < 1$. But here we have $R_\star > 1$ while $\omega = 1$. So we see that the position of R_\star with

respect to 1 does not give the right threshold for extinction. When $K = 2$, §5.1 of Britton and Lindholm (2009) showed (with our notations) that $R_\star > 1$ if and only if $R^\star > 1$.

3.3 Multi-type models

For multi-type linear birth-and-death processes in a time-heterogeneous environment, let $p(t, n_1, \dots, n_m)$ be the probability of having n_i people of type i ($1 \leq i \leq m$) at time t . The generating function

$$g(t, x_1, \dots, x_m) = \sum_{n_1, \dots, n_m \geq 0} p(t, n_1, \dots, n_m) x_1^{n_1} \dots x_m^{n_m}$$

satisfies the equation

$$\frac{\partial g}{\partial t} = \sum_{i,j} [A_{i,j}(t)x_j - B_{i,j}(t)](x_i - 1) \frac{\partial g}{\partial x_j} \quad (3.8)$$

(Bacaër and Ait Dads, 2012). The “birth” matrix $A(t) = (A_{i,j}(t))_{1 \leq i,j \leq m}$ is nonnegative. The “death” matrix $B(t) = (B_{i,j}(t))$ is of the form

$$B_{i,j}(t) = -b_{i,j}(t) \quad \forall i \neq j, \quad B_{j,j}(t) = b_{j,j}(t) + \sum_{i \neq j} b_{i,j}(t) \quad \forall j, \quad (3.9)$$

with $b_{i,j}(t) \geq 0$ for all i and j and all t . Assume that the matrices $(A(t), B(t))$ belong to a finite list of environments $((A^{(k)}, B^{(k)}))_{1 \leq k \leq K}$, i.e., $A(t) = A^{(\theta(t))}$ and $B(t) = B^{(\theta(t))}$ with $\theta(t)$ a stochastic process with values in $\{1, 2, \dots, K\}$. We assume once again that the transition between the environments follows a homogeneous continuous-time Markov chain. For $k \neq \ell$, let $Q_{k,\ell}$ be the rate at which the environment may switch from ℓ to k . Let Q be the corresponding transition matrix with $Q_{\ell,\ell} = -q_\ell$ and $q_\ell = \sum_{k \neq \ell} Q_{k,\ell}$. Assume that the matrix Q is irreducible. It follows that there is a unique stationary distribution u such that $Qu = 0$ and $\sum_k u_k = 1$. Finally we assume that $b_{j,j}^{(k)} > 0$ for all k and j . This assumption implies that the largest Lyapunov exponent of the random differential system $dZ/dt = -B(t)Z(t)$ is negative.

At time 0 let there be ν_i people of type i , with $\nu_i \in \mathbb{N}$. Suppose moreover that there exists an i such that $\nu_i > 0$. Then

$$g(0, x_1, \dots, x_m) = x_1^{\nu_1} \dots x_m^{\nu_m}. \quad (3.10)$$

Our goal is to compute the extinction probability ω , which is the limit as $t \rightarrow +\infty$ of $p(t, 0, \dots, 0)$, i.e., of $g(t, 0, \dots, 0)$. It is a random variable depending on the environmental history.

As explained, e.g., by Bacaër and Ait Dads (2012), ω may be computed using the characteristic lines of (3.8). For all $\tau \geq 0$, let $Y^{(\tau)}$ be the unique solution of the system

$$\frac{dY_j^{(\tau)}}{ds}(s) = \sum_i \left[A_{i,j}(-s) \left(1 - Y_j^{(\tau)}(s) \right) - B_{i,j}(-s) \right] Y_i^{(\tau)}(s) \quad (3.11)$$

with the initial condition $Y_j^{(\tau)}(-\tau) = 1$ for all j . Then

$$\omega = (\omega_1)^{\nu_1} \cdots (\omega_m)^{\nu_m} \quad \text{and} \quad \omega_j = 1 - \lim_{\tau \rightarrow +\infty} Y_j^{(\tau)}(0).$$

The question is whether $\omega = 1$ or $\omega < 1$. The result depends on the stability of the system of random differential equations (Arnold, 1998, Sect. 2.2)

$$\frac{dX}{dt} = (A(t) - B(t))X(t), \quad (3.12)$$

which is the equation satisfied by the expected population vector at time t . This stability is given by the sign of $\lambda_1(A, B)$, the largest Lyapunov exponent of (3.12). Following Bacaër and Khaladi (2012), the stability may alternatively be formulated in terms of the basic reproduction number R_0 , which is the unique solution of

$$\lambda_1(A/R_0, B) = 0. \quad (3.13)$$

One way of studying the probability of extinction ω could be to adapt the method used by Bacaër and Ait Dads (2012) for periodic environments to the case of random environments, taking advantage of the fact that system (3.11) is cooperative and subhomogeneous as in the works of Chueshov (2002) or Benaïm and Schreiber (2009). This leads to some technical difficulties such as the link between $\lambda_1(A, B)$ and the largest Lyapunov exponent of the linearization near zero of (3.11), which is the adjoint of (3.12); see Arnold and Wihstutz (1986) or Barreira and Valls (2008). The proof of the persistence of (3.11) when $R_0 > 1$ may also be difficult. To avoid these difficulties we shall use the same idea as in the second proof of Prop. 3.2.1 : for finite Markovian environments, our continuous-time problem can be reduced to a (discrete-time) multi-type branching process in a random environment. The results of Athreya and Karlin (1971) can then be applied.

Proposition 3.3.1

Assume that the matrix $C^{(k)} := A^{(k)} - B^{(k)}$ is irreducible for all k . Assume moreover that for all k , there exists (i, j) such that $A_{i,j}^{(k)} > 0$. If $R_0 \leq 1$, then $\omega = 1$ almost surely. If $R_0 > 1$, then $\omega < 1$ almost surely.

Proof

Set $t_0 = 0$. Let $(t_n)_{n \geq 1}$ with $0 < t_1 < t_2 < \dots$ be the times at which the environment switches. For all $n \geq 0$, let k_n ($1 \leq k_n \leq K$) be the environment in the time interval (t_n, t_{n+1}) . In environment k , one individual of type h at the start leads to a population t units of time later whose generating function $\phi^{(k,h)}(t, x_1, \dots, x_m)$ satisfies

$$\frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial t} = \sum_{i,j} [A_{i,j}^{(k)} x_j - B_{i,j}^{(k)}] (x_i - 1) \frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_j} \quad (3.14)$$

for $t > 0$ and $(x_1, \dots, x_m) \in (0, 1)^m$ while $\phi^{(k,h)}(0, x_1, \dots, x_m) = x_h$. Set

$$M_i^{(k,h)}(t) = \frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_i}(t, 1, \dots, 1), \quad M^{(k)}(t) = \left(M_i^{(k,h)}(t) \right)_{i,h}. \quad (3.15)$$

Then $M_i^{(k,h)}(t)$ is the expected population of type i . Starting from (3.14) or referring to Athreya and Ney (1972), it is well known (see appendix) that

$$\frac{dM^{(k)}}{dt}(t) = C^{(k)} M^{(k)}(t) \quad (3.16)$$

for all $t > 0$ while $M^{(k)}(0) = I$ (the identity matrix). It follows that

$$\mathcal{M}_n := M^{(k_n)}(t_{n+1} - t_n) = \exp \left[C^{(k_n)}(t_{n+1} - t_n) \right]. \quad (3.17)$$

Notice from (3.12) and (3.16) that

$$\lambda_1(A, B) = \lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{1}{n} \log \|\mathcal{M}_{n-1} \mathcal{M}_{n-2} \cdots \mathcal{M}_0\|$$

almost surely. According to Athreya and Karlin (1971, Theor. 12), the sign of this limit decides whether there is extinction almost surely or not. But first we need to check the three assumptions of that theorem. The irreducibility of $C^{(k_n)}$ implies that all the entries of \mathcal{M}_n are positive (Berman and Plemmons, 1994, Theor. 6.3.12) : the first assumption is satisfied. Now set

$$S_{i,j}^{(k,h)}(t) = \frac{\partial^2 \phi^{(k,h)}}{\partial x_i \partial x_j}(t, 1, \dots, 1), \quad S^{(k,h)}(t) = \left(S_{i,j}^{(k,h)}(t) \right)_{i,j}. \quad (3.18)$$

One can show (see appendix) that all the entries of the matrix $S^{(k_n,h)}(t_{n+1}-t_n)$ are also positive : this is the second assumption. Finally we also have that

$$- \sum_k \int_0^\infty w_{k,t} \log \left[\sum_{h=1}^m \left(1 - \phi^{(k,h)}(t, 0, \dots, 0) \right) \right] dt < +\infty,$$

where $w_{k,t}$ is given by (3.5), because of the exponential decrease of $w_{k,t}$ as $t \rightarrow +\infty$ and because $1 - \phi^{(k,h)}(t, 0, \dots, 0)$ cannot approach 0 faster than e^{-ct} for some $c > 0$ [this c is given by the rate at which the solution of (3.11) may approach 0 in an environment k that is subcritical]. So the third condition is also satisfied.

If $R_0 \leq 1$, then $\lambda_1(A, B) \leq 0$. We conclude from Athreya and Karlin (1971, Theor. 12(i)) when $\lambda_1(A, B) < 0$ or from Kaplan (1974, Theor. 2) when $\lambda_1(A, B) = 0$ that $\omega = 1$ almost surely.

If $R_0 > 1$, then $\lambda_1(A, B) > 0$. It follows from Athreya and Karlin (1971, Theor. 12(ii)) that $\omega < 1$.

Example. Consider as in the work of Bacaër and Ait Dads (2012) a linearized SEIR epidemic model, i.e. a birth-and-death process with two types, but assume that the environment varies randomly between two states. Assume that the transition matrix is constant :

$$Q = \begin{pmatrix} -q_1 & q_2 \\ q_1 & -q_2 \end{pmatrix}$$

with $q_1 > 0$ and $q_2 > 0$. The stationary distribution is $u_1 = q_2/(q_1 + q_2)$ and $u_2 = q_1/(q_1 + q_2)$. Assume that

$$A(t) = \begin{pmatrix} 0 & \beta(t) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad B(t) = \begin{pmatrix} \alpha + \mu & 0 \\ -\alpha & \gamma + \mu \end{pmatrix},$$

where the effective contact rate $\beta(t)$ is equal to $\beta_1 > 0$ or to $\beta_2 > 0$ depending on the environment, $\alpha > 0$ is the rate at which latently infected people become infectious, $\mu > 0$ is the death rate, and $\gamma > 0$ is the recovery rate. The basic reproduction number R_0 is the unique positive number such that the largest Lyapunov exponent of the system $dX/dt = (A(t)/R_0 - B(t))X(t)$ equals 0. Notice that if $\beta(t)$ were constant equal to its time average $u_1\beta_1 + u_2\beta_2$, we would have $R_0 = (u_1\beta_1 + u_2\beta_2)\alpha/((\alpha + \mu)(\gamma + \mu))$. Approximate analytical formulas for R_0 in a random environment may also be derived from the formulas for the largest Lyapunov exponent of two-dimensional systems given by Arnold and Kloeden (1989).

The probability for the process to be extinct at time $\tau > 0$ starting from (E_0, I_0) people at time 0 is $(1 - Y_1^{(\tau)}(0))^{E_0}(1 - Y_2^{(\tau)}(0))^{I_0}$, where for all $-\tau < s < 0$

$$\frac{dY_1^{(\tau)}}{ds}(s) = -(\alpha + \mu)Y_1^{(\tau)}(s) + \alpha Y_2^{(\tau)}(s), \quad (3.19)$$

$$\frac{dY_2^{(\tau)}}{ds}(s) = \beta(-s)Y_1^{(\tau)}(s)(1 - Y_2^{(\tau)}(s)) - (\gamma + \mu)Y_2^{(\tau)}(s), \quad (3.20)$$

while $Y_1^{(\tau)}(-\tau) = 1$ and $Y_2^{(\tau)}(-\tau) = 1$. There are sign errors in the corresponding equations given by Bacaër and Ait Dads (2012); Fig. 3 and Fig. 4 in that reference are nevertheless correct. Let ω_1 and ω_2 be the ultimate extinction probabilities starting either from one latently infected person or from one infectious person : $\omega_j = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} 1 - Y_j^{(\tau)}(0)$ for $j = 1, 2$. Prop. 3.3.1 shows that $\omega_1 = \omega_2 = 1$ almost surely if $R_0 \leq 1$ and that $\omega_1 < 1$ and $\omega_2 < 1$ almost surely if $R_0 > 1$.

If $\beta_2 \leq \beta_1$ then a comparison theorem for system (3.19)-(3.20) shows that ω_1 and ω_2 are greater than the corresponding probabilities for the birth-and-death process where the environment is always 1. If the latter process is supercritical then these probabilities (call them ξ_1 and ξ_2) are easily computed either by computing the steady state of (3.19)-(3.20) with $\beta(-s)$ replaced by β_1 or by considering the embedded multi-type Bienaymé-Galton-Watson branching process : $\xi_1 = \frac{\mu}{\alpha + \mu} + \frac{\gamma + \mu}{\beta_1}$ and $\xi_2 = \frac{\alpha + \mu}{\alpha} \frac{\gamma + \mu}{\beta_1}$.

Taking $q_1 = q_2 = 1$, $\beta_1 = 2$, $\beta_2 = 1$, $\alpha = 1$, $\mu = 0.01$, and $\gamma = 1$, we obtain $R_0 \simeq 1.45 > 1$. Notice that for the time-averaged system we have $R_0 \simeq 1.47$. Moreover one gets $\xi_1 \simeq \xi_2 \simeq 0.51$. Fig. 4.3 shows the histogram for the probability of extinction starting from one latently infected person in environment 1, obtained from 1,000 environmental histories. The mean is approximately equal to 0.69 (it would be 0.66 starting from environment 2). We took $\tau = 100$ and a time step of 0.001. The figure tends to confirm that $R_0 > 1$ implies $\omega_1 < 1$ (and $\omega_2 < 1$) almost surely.

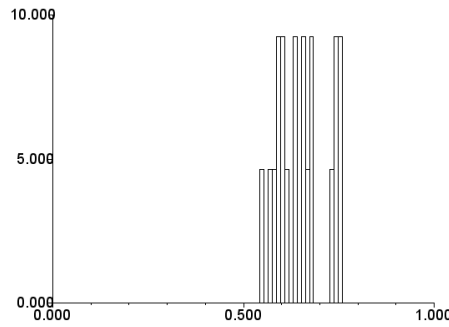


FIGURE 3.2 – Histogram of the probability of extinction ω_1 starting from one latently infected person in environment 1.

3.4 Conclusion

Some questions remain open. One may ask following Britton and Lindholm (2009) what happens if survival is not exponentially distributed, i.e., for Crump-Mode-Jagers processes as in the work of Ball and Donnelly (1995). It is also clear that most results hold not just for finite Markovian environments but for more general ergodic environments.

For biological applications, it would be more realistic to assume that the transition matrix is of the form

$$Q(t) = \begin{pmatrix} -q_1(t) & q_2(t) \\ q_1(t) & -q_2(t) \end{pmatrix},$$

where for instance $q_1(t) = k_1(1 + \varepsilon_1 \cos \omega t)$, $q_2(t) = k_2(1 + \varepsilon_2 \sin \omega t)$, $k_1 > 0$, $k_2 > 0$, $\varepsilon_1 \in (0, 1)$, and $\varepsilon_2 \in (0, 1)$. In this way the year is more or less divided in two seasons (say summer and winter), one which could be favorable to growth and one less favorable. This might be the case for infectious diseases where the contact rate depends on temperature. A time-periodic matrix $Q(t)$ as above is a more realistic model of seasonality than a constant Q . In the latter case with just two environments, the two seasons alternate but the lengths of the seasons are independent. To be realistic, if a certain summer is particularly short, the following winter should be long so as to keep more or less the yearly periodicity.

Appendix

Taking the derivative of (3.14) with respect to x_I , we get

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 \phi^{(k,h)}}{\partial t \partial x_I} &= \sum_{i,j} \left[A_{i,j}^{(k)} \delta_{j,I} (x_i - 1) + (A_{i,j}^{(k)} x_j - B_{i,j}^{(k)}) \delta_{i,I} \right] \frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_j} \\ &\quad + \sum_{i,j} (A_{i,j}^{(k_n)} x_j - B_{i,j}^{(k_n)}) (x_i - 1) \frac{\partial^2 \phi^{(k,h)}}{\partial x_I \partial x_j}, \end{aligned} \quad (3.21)$$

where δ is Kronecker's delta. Taking $x_1 = \dots = x_m = 1$ we get

$$\frac{\partial}{\partial t} \left[\frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_I} (t, 1, \dots, 1) \right] = \sum_j (A_{I,j}^{(k)} - B_{I,j}^{(k)}) \frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_j} (t, 1, \dots, 1).$$

This is the same as (3.16). Taking the derivative with respect to x_J of (3.21) and setting once again $x_1 = \dots = x_m = 1$, we also get that

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \left[\frac{\partial^2 \phi^{(k,h)}}{\partial x_I \partial x_J}(t, 1, \dots, 1) \right] &= A_{J,I}^{(k)} \frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_I}(t, 1, \dots, 1) \\ &\quad + A_{I,J}^{(k)} \frac{\partial \phi^{(k,h)}}{\partial x_J}(t, 1, \dots, 1) \\ &\quad + \sum_j \left(A_{I,j}^{(k)} - B_{I,j}^{(k)} \right) \frac{\partial^2 \phi^{(k,h)}}{\partial x_j \partial x_J}(t, 1, \dots, 1) \\ &\quad + \sum_j \left(A_{J,j}^{(k)} - B_{J,j}^{(k)} \right) \frac{\partial^2 \phi^{(k,h)}}{\partial x_I \partial x_j}(t, 1, \dots, 1). \end{aligned} \quad (3.22)$$

A related computation may be found, e.g., in §V.7.3 of the book by Athreya and Ney (1972). Recall the notations (3.15) and (3.18) for the first and second derivatives. Set

$$G_{i,j}^{(k,h)}(t) = A_{i,j}^{(k)} M_j^{(k,h)}(t) + A_{j,i}^{(k)} M_i^{(k,h)}(t), \quad G^{(k,h)}(t) = \left(G_{i,j}^{(k,h)}(t) \right)_{i,j}.$$

Then (3.22) is the same as

$$\frac{dS_{I,J}^{(k,h)}}{dt}(t) = \sum_j \left[C_{I,j}^{(k)} S_{j,J}^{(k,h)}(t) + C_{J,j}^{(k)} S_{j,I}^{(k,h)}(t) \right] + G_{I,J}^{(k,h)}(t)$$

for $t > 0$. Using the symmetry of the matrix $S^{(k,h)}(t)$, this equation may be written as

$$\frac{dS^{(k,h)}}{dt}(t) = C^{(k)} S^{(k,h)}(t) + S^{(k,h)}(t) \left(C^{(k)} \right)^* + G^{(k,h)}(t),$$

where $*$ stands for matrix transposition. But $\phi^{(k,h)}(0, x_1, \dots, x_m) = x_h$ implies that $S^{(k,h)}(0)$ is the zero matrix. As in the book by Athreya and Ney (1972, Eq. (15), p. 203), one gets

$$S^{(k,h)}(t) = \int_0^t e^{(t-u)C^{(k)}} G^{(k,h)}(u) \left(e^{(t-u)C^{(k)}} \right)^* du \quad (3.23)$$

for all $t \geq 0$. Since $M_i^{(k,h)}(t) > 0$ for all i and all $t > 0$, and since by assumption there exists (i, j) such that $A_{i,j}^{(k)} > 0$, it follows that the nonnegative matrix $G^{(k,h)}(t)$ has at least one positive entry for all $t > 0$. As all the entries of the matrix $e^{(t-u)C^{(k)}}$ and of its transpose are positive when $u < t$, it follows that all the entries of the matrix under the integral in (3.23) are positive for $u < t$. So all the entries of the matrix $S^{(k,h)}(t)$ are also positive for $t > 0$.

Chapitre 4

On the Final Size of Epidemics in Random Environment¹

abstract

This paper extends the final size result of the classical SIR epidemic model in constant and periodic environments to random environment. Conditionally on the basic reproduction number R_0 recently defined for random environment and the initial infected population fraction, we prove a final size result of an epidemic governed by the SIR model with time-depending parameters. The parameters are driven by an ergodic inhomogeneous time-periodic Markov process with finite state space. We also analyze the classical SEIR epidemic model in random environment.

4.1 Introduction

4.1.1 Model construction

Consider a closed population divided into three compartments : S for susceptible, I for infected and R for removed. We suppose that $S(t)$, $I(t)$ and $R(t)$ give the population proportion of each compartment at time t , so, $S(t) + I(t) + R(t) = 1$. This paper deals, in a wide part, with the well-known

1. Réalisé avec M. Khaladi et publié chez Mathematical Biosciences.
Mots clés : Final epidemic size ; SIR and SEIR model ; Random environment ; Basic reproduction number. MSC : 92D30 ; 60J27.

SIR epidemic model :

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}S(t) &= -a(t)S(t)I(t), \\ \frac{d}{dt}I(t) &= a(t)S(t)I(t) - b(t)I(t), \\ \frac{d}{dt}R(t) &= b(t)I(t), \end{cases} \quad (4.1)$$

with $a(t) = a_{\theta(t)}$ and $b(t) = b_{\theta(t)}$ be positive right continuous bounded functions describing the infection and recovery mechanisms, respectively. The environmental process θ is assumed to be an ergodic Markov process with state space $\{1, 2, \dots, K\}$ governed by an inhomogeneous T -periodic transition density $Q(t)$ (see (Ge et al., 2006), we note that in population dynamics $Q(t)$ is commonly used in place of $Q(t)^*$, where $*$ stands for the transpose matrix operator, as is known in the probability theory) supposed to be irreducible and continuous with an initial distribution law μ . This choice expresses a natural mixture between periodic and random influences of environment. One important candidate external force that will influence parameters are the climatic conditions (see (Keeling and Rohani, 2008)) which seems for us that it has such evolution given by θ .

Following (Bacaër and Khaladi, 2012) (see also a known result for the periodic-coefficients equations (H. Amann, 1990)) one can check the existence of an unique T -periodic stationary probability $u(t) = (u_1(t), \dots, u_K(t))'$ on $\{1, 2, \dots, K\}$, where the symbol $'$ stands for the transpose operator, such that

$$\frac{d}{dt}u(t) = Q(t)u(t), \quad \forall t > 0 \text{ and } u(0) = \mu. \quad (4.2)$$

We assume that (4.1) start by

$$S(0) = 1 - i < 1, \quad I(0) = i, \quad R(0) = 0. \quad (4.3)$$

Using sample path reasoning, one can show that the solution of (4.1) stays in $[0, 1]^3$, that S is decreasing, R is increasing and that $I_\infty := \lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = 0$.

4.1.2 The basic reproduction number

The classical concept of the basic reproduction number R_0 has been extended from constant environments in (Diekmann et al., 2013) to periodic environments in (Bacaër and Guernaoui, 2006) and to random environments in (Bacaër and Khaladi, 2012). One epidemiological 'common' interpretation of this quantity is "the number by which all infection rates should be divided to bring the epidemic to the critical situation where neither exponential growth nor exponential decay occurs". In this part we give the mathematical

definition of R_0 for (4.1). For this purpose, for any k in $\{1, 2, \dots, K\}$ we define $\overline{u_k}$ to be the mean of $u_k(\cdot)$; i.e.

$$\overline{u_k} := \frac{1}{T} \int_0^T u_k(s) ds. \quad (4.4)$$

For any vector $x = (x_1, \dots, x_K)$, let

$$\overline{x} = \sum_{k=1}^K x_k \overline{u_k}, \quad (4.5)$$

be the mean of x weighted by the stationary probability u .

Using (Höpfner and Kutoyants, 2010) (Example 2.2 (c)), one can see that $u(t) = \mathcal{P}(t, 0)\mu$ where $\mathcal{P}(t, 0)$ is the transition matrix of θ and we can use the Lebesgue measure instead of the example-measure) we get an ergodic result ; for all bounded functions f defined on $\{1, \dots, K\}$, almost surely, we have

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t f(\theta(s)) ds = \sum_{k=1}^K f(k) \overline{u_k}. \quad (4.6)$$

The basic reproduction number in our case is then given by $R_0 = \overline{a}/\overline{b}$. Indeed, let the second equation of (4.1) near the disease-free equilibrium $(1, 0, 0)$, we have

$$\frac{d}{dt} I(t) = (a(t) - b(t))I(t). \quad (4.7)$$

Following (Bacaër and Khaladi, 2012), define the largest Lyapunov exponent of (4.7) :

$$\begin{aligned} \lambda(a, b) &:= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(I(t)) \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t (a(s) - b(s)) ds. \end{aligned} \quad (4.8)$$

By (4.6), we have $\lambda(a, b) = \overline{\lambda} = \overline{a} - \overline{b}$. Then, the basic reproduction number is defined as the unique positive real number R_0 such that $\lambda(a/R_0, b) = 0$. Hence $R_0 = \overline{a}/\overline{b}$. The quantity $\overline{\lambda} = \overline{a} - \overline{b}$ is the average net infection rate, which defines the asymptotic growth rate of the linearized SIR model and we have the following simple result $\text{sign}(\overline{\lambda}) = \text{sign}(R_0 - 1)$.

4.1.3 The aim of the paper

Our goal is to study the final epidemic size R_∞ , the limit of $R(t)$ as $t \rightarrow \infty$, as a function of R_0 and i . We prove that : R_∞ is, almost surely,

close to 0 if the basic reproduction number R_0 is strictly lower than 1 and i is close to 0, and is bigger than $1 - 1/R_0$, if R_0 is strictly bigger than 1 and $i \neq 0$.

The final epidemic size of the SIR model in constant environments; i.e. $(a(t), b(t)) = (a, b)$ for all t , is given implicitly by the formula

$$(1 - R_\infty)e^{R_0 R_\infty} = 1 - i, \quad (4.9)$$

where R_0 is equal to $\frac{a}{b}$. We must see this case as a first approximation of environmental variation, so a and b are the mean (in the sense of (4.5)) of some infection and recovery mechanisms list. Hence, R_∞ have the following asymptotic behavior (as function of i)

$$R_\infty \longrightarrow 0, \text{ on } \{R_0 < 1, i \simeq 0\}, \quad (4.10)$$

and

$$R_\infty \geq 1 - \frac{1}{R_0}, \text{ on } \{R_0 > 1, i \neq 0\}. \quad (4.11)$$

Arino et al. (Arino et al., 2007) study the final epidemic size in a constant environment for a general set of epidemic models. Recent work by Artalejo et al. (Artalejo et al., 2013) presents a continuous time Markov stochastic SIS and SIR epidemic models in a random environment, the authors give some results for quasi-stationary distribution and the distribution of the time to extinction. While in (Gray et al., 2012) a deterministic SIS model in a random environment is proposed. In (Bacaër and Gomes, 2009) the authors prove that the same behavior of R_∞ , in the sense of (4.10) and (4.11), happened in periodic environment for a suitable definition of R_0 . Using similar techniques as in (Bacaër and Gomes, 2009), this paper extends the latter results to the case of random environments.

The paper is divided into four parts. Section 2 gives an analytical proof of (4.10) and (4.11) in random environments, that is : if $R_0 < 1$, then for all $\varepsilon > 0$, there exists $\alpha > 0$ such that $i < \alpha$ implies $R_\infty < \varepsilon$ almost surely ; if $R_0 > 1$ and $i \neq 0$, then $R_\infty \geq 1 - \frac{1}{R_0}$ almost surely. In section three we give a numerical example shows the validity of the results of the second section. In the fourth section, we investigate the final epidemic size in a two infection compartment model, typically, the SEIR model. The last section presents some conclusions. For details of the epidemiological significance of SIR (also the derivation of (4.9)) and SEIR system one can consult (Keeling and Rohani, 2008).

4.2 The SIR final size result

4.2.1 The sub-critical regime

Proposition 4.2.1

If $R_0 < 1$, then for all $\varepsilon > 0$ there exists $\alpha > 0$ such that $R_\infty < \varepsilon$ a.s. for each $i < \alpha$.

Proof

Because of $S(t) \leq 1$ for every time t , we have

$$\frac{d}{dt}I(t) \leq (a(t) - b(t))I(t), \quad (4.12)$$

so,

$$I(t) \leq i \exp\left[\int_0^t (a(s) - b(s))ds\right]. \quad (4.13)$$

For large time t , we have almost surely

$$\int_0^t (a(s) - b(s))ds \simeq \bar{\lambda}t. \quad (4.14)$$

One can conclude, almost surely, that $\int_0^\infty \exp[\int_0^t (a(s) - b(s))ds]$ is finite and so

$$C := \int_0^\infty b(t) \exp\left[\int_0^t (a(s) - b(s))ds\right]dt, \quad (4.15)$$

exists. We have $\frac{d}{dt}R(t) = b(t)I(t)$, then (almost surely)

$$R_\infty \leq iC. \quad (4.16)$$

The proposition then follows.

4.2.2 The supercritical regime

Proposition 4.2.2

If $R_0 > 1$ and $i \neq 0$, then $R_\infty \geq 1 - \frac{1}{R_0}$ almost surely.

Proof

The proof goes on by contradiction. Suppose that

$$\Omega_0 := \left\{1 - R_\infty > \frac{1}{R_0}\right\} = \{R_0(1 - R_\infty) - 1 > 0\},$$

has a positive probability measure. We will work on Ω_0 .

We know that

$$\frac{d}{dt}I(t) \geq [a(t)(1 - R_\infty) - b(t)]I(t) - a(t)I^2(t). \quad (4.17)$$

But $I_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = 0$. So, we can choose α satisfying $0 < \bar{a}\alpha < \bar{b}[(1 - R_\infty)R_0 - 1]$ and t_∞ such that $0 \leq I([t_\infty, \infty)) \leq \alpha$ and $I(t_\infty) > 0$. But, for all time t exceeds t_∞ , one can see that $I^2(t) \leq \alpha I(t)$, so

$$\frac{d}{dt}I(t) \geq [a(t)(1 - R_\infty) - b(t)]I(t) - a(t)\alpha I(t). \quad (4.18)$$

By integration and using the ergodic result (in the same sense as in (14)), we have

$$I(t) \geq I(t_\infty) \exp[\{\bar{b}[(1 - R_\infty)R_0 - 1] - \bar{a}\alpha\}(t - t_\infty)], \quad (4.19)$$

Hence the set in which I diverge for large times contain Ω_0 . Absurd.

Remark 4.2.1

The set in which I diverge contain

$$\Omega_0 \cap \{ \text{All realizations such that } \bar{a} \text{ and } \bar{b} \text{ exists.} \},$$

which have the same probability measure as Ω_0 .

4.3 Numerical simulations

We consider the SIR model with two environments ($K = 2$) and we take $T = 1$. Such as type of environments are called telegraphic noise environment. Generally, epidemics depend on external factors which can be categorized in all to two regime : The epidemic favorite one and the non-favorite one. As suggested in (Bacaër and Ed-Darraz, 2014), one interesting example of intensity matrix may be

$$Q(t) := \begin{pmatrix} -q_1(t) & q_2(t) \\ q_1(t) & -q_2(t) \end{pmatrix}, \quad (4.20)$$

where

$$\begin{aligned} q_1(t) &= \bar{q}_1(1 + \varepsilon_1 \sin(2\pi t)), \\ q_2(t) &= \bar{q}_2(1 + \varepsilon_2 \cos(2\pi t)). \end{aligned} \quad (4.21)$$

We assume that $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = 0.1$ and $\bar{q}_2 = 2\bar{q}_1 = 1$. We begin with an equitably initial distribution $u(0) = (1/2, 1/2)$ and $\theta(0) = 1$ in all simulations. We have

$$\begin{aligned} \bar{u}_1 &:= \int_0^1 u_1(t) dt \simeq 0.66, \\ \bar{u}_2 &:= \int_0^1 u_2(t) dt \simeq 0.34. \end{aligned} \quad (4.22)$$

All simulations are doing on a fixed time interval $[0, 20]$, hence R_∞ will be approximated by $R(20)$.

First we show a typical example of (4.1), then we present the sub-critical case given by the region $\{R_0 < 1, i \simeq 0\}$ followed by the supercritical case given by $\{R_0 > 1, i \neq 0\}$.

4.3.1 A typical example

Figure 1 and 2 show one typical realization of (4.1) starting from $i = 10^{-3}$. The figure's top part gives an environmental scenario governed by Q and the bottom part shows the corresponding epidemic evolution. The epidemic's favorite environment is $(a_2, b_2) = (5.4, 2)$ (because of $a_2 > b_2$). While the epidemic non-favorite environment is $(a_1, b_1) = (0.8, 2)$ (because of $a_1 < b_1$). One can see the rapid decrease of the susceptible proportion, and the increase in the infected proportion, when using the second environment comparatively when the epidemic's parameters switch to the other environment. Let $c(t) := \frac{b(t)}{a(t)}$, so $c_1 = \frac{b_1}{a_1}$ and $c_2 = \frac{b_2}{a_2}$. We have

$$\frac{d}{dt}I(t) = a(t)(S(t) - c(t))I(t). \quad (4.23)$$

In this numerical case, we have $0 < c_2 < 1 < c_1$. It's clear, by the monotonicity of S , that when $S(t_2) \leq c_2$ then $S([t_2, \infty)) \leq c_2$ and so $I(t)$ will be decreasing for every time that's exceeds t_2 . Hence, the SIR system wait t_2 unit of time for going to some stationarity. We note that t_2 is a random variable and it will be the last I 's peak. Now we will describe what happen before t_2 . When using the first environment, we have $S \leq 1 < c_1$, so I presents a decreasing shape and when θ switch to the second environment, then (because $S \geq c_2$) I will increase and so. The shape of system will depends on the sojourn time of θ in each environment.

4.3.2 The sub-critical case

In Figure 3, we simulate R_∞ for ten epidemics where the initial infected proportion i vary in $\{10^{-5}, 10^{-4}, 10^{-3}\}$; i.e. $\log(i)$ vary in $\{-5, -4, -3\}$. We chose $(a_1, b_1) = (0.8, 2)$ and $(a_2, b_2) = (2.7, 2)$ such that $R_0 \simeq 0.72 < 1$. It's clear that all epidemics goes to have a final epidemic size that approach 0.

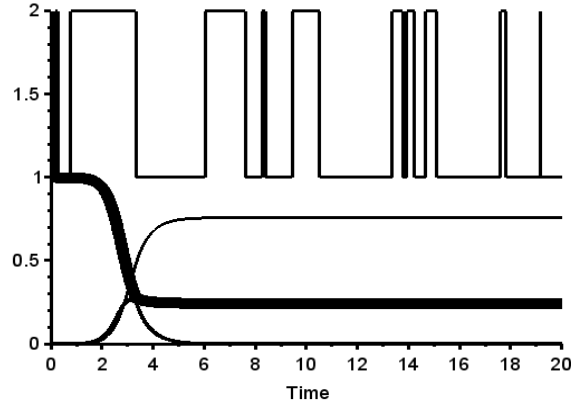


FIGURE 4.1 – A typical SIR epidemic model with the corresponding environment realization. The parameters are $(a_1, b_1) = (0.8, 2)$, $(a_2, b_2) = (5.4, 2)$ and $i = 10^{-3}$. S is the bold line, I the line which goes to 0 and R is other line.

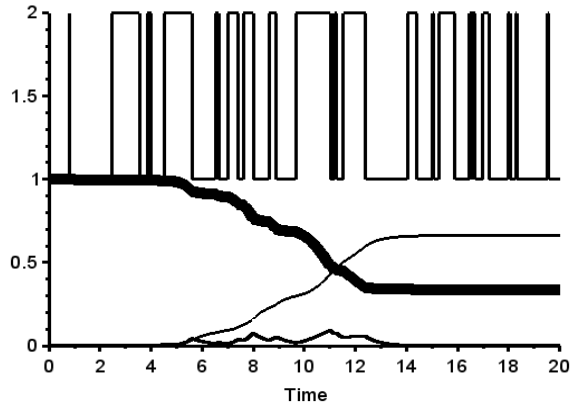


FIGURE 4.2 – Another typical SIR (but with many I 's peaks) epidemic model with the corresponding environment realization. The parameters are $(a_1, b_1) = (0.8, 2)$, $(a_2, b_2) = (5.4, 2)$ and $i = 10^{-3}$. S is the bold line, I the line which goes to 0 and R is other line.

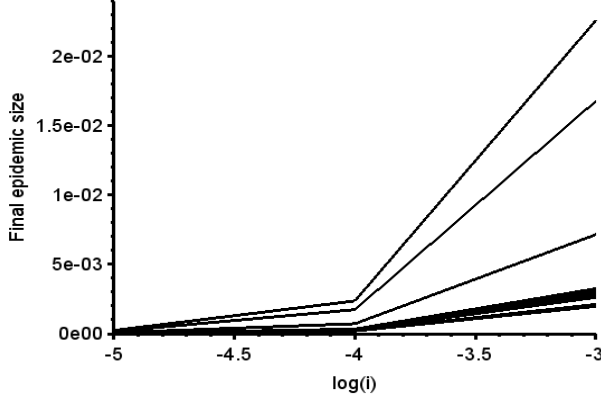


FIGURE 4.3 – The sub-critical regime ($R_0 < 1$) : Ten realizations of R_∞ for $\log(i)$ vary in $\{-5, -4, -3\}$. The parameters are $(a_1, b_1) = (0.8, 2)$ and $(a_2, b_2) = (2.7, 2)$.

4.3.3 The supercritical case

In Figure 4, we simulate $R(\cdot)$ for ten epidemics with $i = 10^{-3}$. We have $R_0 \simeq 1.18$ and so $1 - 1/R_0 \simeq 0.15$. One can see that all realization goes to be upper than $1 - 1/R_0$.

4.4 The SEIR final size result

4.4.1 Introduction

Consider the Susceptible-Exposed-Infectious-Removed SEIR epidemic system

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}S(t) &= -a(t)S(t)I(t), \\ \frac{d}{dt}E(t) &= a(t)S(t)I(t) - d(t)E(t), \\ \frac{d}{dt}I(t) &= d(t)E(t) - b(t)I(t), \\ \frac{d}{dt}R(t) &= b(t)I(t), \end{cases} \quad (4.24)$$

with the following initial data

$$S(0) = 1 - i - e < 1, \quad E(0) = e, \quad I(0) = i, \quad R(0) = 0.$$

Where $a(\cdot)$ describe the infection force, while $b(\cdot)$ and $d(\cdot)$ described the rate by which the transformation (between compartments) E to I and I to R are doing, respectively. All these parameters are supposed positives. The system (4.24) is viewed under the conditions $S(t) + E(t) + I(t) + R(t) = 1$,

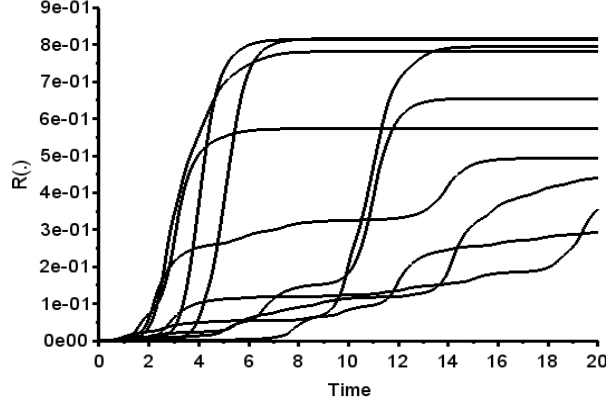


FIGURE 4.4 – The supercritical regime ($R_0 > 1$) : Ten realizations of $R(\cdot)$ with $i = 10^{-3}$. The parameters are $(a_1, b_1) = (0.8, 2)$ and $(a_2, b_2) = (5.4, 2)$.

so the quantities $S(\cdot)$, $E(\cdot)$, $I(\cdot)$ and $R(\cdot)$ give the instantaneous proportions of each corresponding compartment. Again, $a(t)$, $b(t)$, and $d(t)$ are defined by $a_{\theta(t)}$, $b_{\theta(t)}$, and $d_{\theta(t)}$, respectively. We keep the same construction of θ as for the SIR model. Using the definition of R_0 in (Bacaër and Khaladi, 2012), we affirm that R_0 will be the unique positive real number μ such that $\lambda(\mu) := \lambda(A/\mu, B) = 0$, where

$$A(t) = \begin{pmatrix} 0 & a(t) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (4.25)$$

$$B(t) = \begin{pmatrix} d(t) & 0 \\ -d(t) & b(t) \end{pmatrix}, \quad (4.26)$$

and $\lambda(\mu)$ is the largest Lyapunov exponent of the evolution problem $\frac{d}{dt}X(t) = C_\mu(t)X(t)$, where $C_\mu(t) = A(t)/\mu - B(t)$. Note that, $\lambda(\mu)$ is defined almost surely and a.s. we have

$$\lambda(\mu) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{t_n} \log |\mathcal{M}_{\mu, n-1} \cdots \mathcal{M}_{\mu, 1} \mathcal{M}_{\mu, 0}|, \quad (4.27)$$

where $\mathcal{M}_{\mu, n} = \exp((t_{n+1} - t_n)C_\mu^{(k_n)})$, (t_n) is the sequence of random transition times of the environment process and $C_\mu^{(k_n)} := C_\mu(k_n)$ ($k_n = \theta(t_n)$). Note that λ depend on $A(t)$ and $B(t)$, also, continuous and strictly decreasing function with respect to μ and that $A(t) - B(t)$ define the evolution of (4.24) linearized near the disease-free equilibrium $(1, 0, 0, 0)$. Let $|\cdot|$ be any 2×2 matrix norm.

We can show (Bacaër and Gomes, 2009) (see p. 1962 3.2.2. some remarks) that $E_\infty = I_\infty = 0$ and $S_\infty = 1 - R_\infty > 0$ for every sample paths. Indeed, by using the sample path model, we show that the system stays in $[0, 1]^4$. Then, if $I_\infty := \lim_{t \rightarrow \infty} I(t) > 0$, one can found t_∞ sufficiently large such that $I([t_\infty, \infty)) > \frac{I_\infty}{2}$. But

$$\begin{aligned} 1 \geq R_\infty &:= \lim_{t \rightarrow \infty} R(t) \\ &= \int_0^\infty b(s)I(s)ds \\ &\geq \min_k b_k \int_0^\infty I(s)ds, \end{aligned} \quad (4.28)$$

which is impossible, because for a large time t

$$\begin{aligned} \int_0^t I(s)ds &= \int_0^{t_\infty} I(s)ds + \int_{t_\infty}^t I(s)ds \\ &\geq \frac{I_\infty}{2}(t - t_\infty), \end{aligned} \quad (4.29)$$

which means that I is not integrable, then $R_\infty = \infty$ and this is a contradiction. So I_∞ must be equal to 0. Suppose now that $E_\infty := \lim_{t \rightarrow \infty} E(t) > 0$ and put t_∞ sufficiently large such that $E([t_\infty, \infty)) > \frac{E_\infty}{2}$. But

$$I_\infty - i \geq \min_k d_k \int_0^\infty E(s)ds. \quad (4.30)$$

By using the same technique as for $\int_0^\infty I(s)ds$, the integral $\int_0^\infty E(s)ds$ diverge. So $I_\infty = \infty$, which is absurd. By integrating the equation of S , we have

$$\log S_\infty = \log S(0) - \int_0^\infty a(t)I(t)dt. \quad (4.31)$$

If $S_\infty = 1$, then

$$\int_0^\infty a(t)I(t)dt = \log S(0) < 0, \quad (4.32)$$

which is impossible. If $S_\infty = 0$, so

$$\int_0^\infty a(t)I(t)dt = \infty. \quad (4.33)$$

Which also impossible. Hence $S_\infty \in (0, 1)$.

In what follow we present our main result of this section, which extend those for the SIR model. As for the SIR model we give the threshold result for two regimes; sub-critical and supercritical. The linear space \mathbb{R}^2 is equipped by the standard component by component order.

4.4.2 The sub-critical regime

Proposition 4.4.1

If $R_0 < 1$, then for all $\varepsilon > 0$ there exists $\alpha > 0$ such that $R_\infty < \varepsilon$ a.s. for each $e, i < \alpha$.

Proof

Let $X(t) = (X_1(t), X_2(t))'$ be the solution of

$$\frac{d}{dt}X(t) = C_1(t)X(t), \quad X(0) = (e, i). \quad (4.34)$$

Then $(E(t), I(t))' \leq X(t)$ for all $t \geq 0$. But $\lambda(1) < \lambda(R_0) = 0$, which implies (see (?) p.3 theorem 1.1) the existence of $K > 0$ and $\xi > 0$ such that the evolution operator associated to (4.34) is bounded in norm by $Ke^{-\xi t}$. So

$$|(E(t), I(t))|_1 := E(t) + I(t) \leq K e^{-\xi t} (e + i). \quad (4.35)$$

Hence, $I(t) \leq E(t) + I(t) \leq K e^{-\xi t} (e + i)$. So

$$\begin{aligned} R_\infty &= \int_0^\infty b(t) I(t) dt \\ &\leq [K \int_0^\infty b(t) e^{-\xi t} dt](e + i). \end{aligned} \quad (4.36)$$

One can see that (4.35) is almost surely defined, then the result follows.

4.4.3 The supercritical regime

Proposition 4.4.2

If $R_0 > 1$, then $R_\infty \geq 1 - \frac{1}{R_0}$ almost surely, for $e, i \neq 0$.

Proof

Imagine that

$$\Omega_0 := \{1 - R_\infty > \frac{1}{R_0}\} = \{R_0 > \frac{1}{1 - R_\infty}\},$$

has a positive probability measure. In Ω_0 , we have $\lambda(\frac{1}{1-R_\infty}) > 0$. Because of $S_\infty = 1 - R_\infty$ and the fact that λ is continuous, we can find a small positive real number $\varepsilon < 1 - R_\infty$ and n_0 such that $S([t_{n_0}, \infty)) \geq 1 - R_\infty - \varepsilon$ and $\lambda(\mu^*) := \lambda(\frac{1}{1-R_\infty-\varepsilon}) > 0$. Let, again, the following auxiliary system

$$\frac{d}{dt}X(t) = C_{\mu^*}(t)X(t), \quad (4.37)$$

with the initial condition

$$X(t_{n_0}) = (E(t_{n_0}), I(t_{n_0}))' = (e_{n_0}, i_{n_0})'. \quad (4.38)$$

The solution at t_{n+1} is given by

$$\begin{aligned} X(t_{n+1}) &:= \mathcal{M}_{\mu^*}(n_0, n)(e_{n_0}, i_{n_0})' \\ &= \mathcal{M}_{\mu^*, n} \cdots \mathcal{M}_{\mu^*, n_0}(e_{n_0}, i_{n_0})'. \end{aligned} \quad (4.39)$$

But by definition of $\lambda(\mu^*)$, we have

$$|\mathcal{M}_{\mu^*}(n_0, n)| \simeq e^{\lambda(\mu^*)t_n}, \quad (4.40)$$

so, there is at least one (i, j) such that $\mathcal{M}_{\mu^*}^{i,j}(n_0, n)$ the (i, j) -component of $\mathcal{M}_{\mu^*}(n_0, n)$ goes to ∞ as t_n goes to ∞ . This must leads to a contradiction, since $(E(t), I(t))' \geq X(t)$.

4.5 Conclusion

In this work we have shown that an almost surely final epidemic size result can be proved for the classical SIR and SEIR epidemic models. The epidemics are defined in a time-depending environment governed by an inhomogeneous ergodic Markov chain with a finite state space and a periodic intensity transition matrix. The result is given in two regimes : The subcritical regime ($R_0 < 1$), where the final epidemic size goes to 0 as the initial infected proportions goes to 0, and the supercritical regime ($R_0 > 1$), where the epidemic reach at least $1 - \frac{1}{R_0}$ of the population. Where the basic reproduction number R_0 is defined using the largest Lyapunov exponent of the models near the disease-free equilibrium. In this work we examine the influence of the whole of the environmental process on R_∞ . We think that the numerical example can approximate some real disease evolution for a small time interval such that the birth, immigration and death are ignored. In this sense, a big problem will be the determination of the environmental state space and where a sensitivity analysis will be required. A more interesting model will be the use of semi-Markov environment which allow a more realistic situation -general distribution of sojourn time in each environment- and by using ergodic theorems our threshold results can be proved.

Acknowledgments

This article was stimulated by a discussion with Nicolas Bacaër. We also thank him for many comments on some parts of this work. Some conversations in The Helsinki Summer School 2014 were helpful, when the first author

was in Turku to attend the Summer School. We thank anonymous referees for helpful remarks and comments on the first version of the manuscript which have led to an improvement in this revised version.

Chapitre 5

A Meningitis model in a periodic environment¹

abstract

This paper studies a meningitis endemic model in a non-autonomous environment (the model parameters are time-depending) with an ergodic character. The environmental impact on parameters and, so, the evolution process is time-depending. We propose the same model as in Stollenwerk and Jansen (2003), but with periodic parameters. We show numerically a periodic character that's going with the periodically epidemic sweeps every 8-12 years.

5.1 Introduction

Meningitis is an acute inflammation of the protective membranes covering the brain and meninges. The inflammation may be caused by infection with viruses or bacteria. Because of the inflammation's proximity to the brain and spinal cord, which can be fatal, the meningitis is classified as a medical emergency (see Ginsberg (2004)). This paper deals with the bacterial meningococcal meningitis. A pioneer model is the known constant-parameters *SIRYX* model of Stollenwerk N. and Jansen V.A.A. (see Stollenwerk and Jansen (2003)). Or the environmental impact is shown to be important for population dynamics modeling (see for example P. García-Pando et al. (2014), Pascual and Dobson (2005) Tuljapurkar (1990)). We propose a non-autonomous periodic parameters *SIRYX* model. We use

1. Réalisé avec M. Khaladi, ce papier est encore en développement.

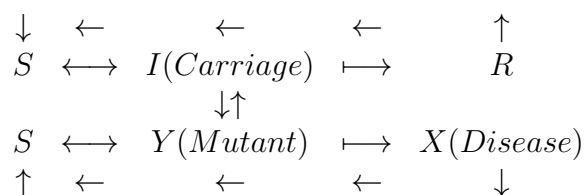
a Scilab program for our simulations.

The next section presents the proposed model; first we introduce the *SIRYX* model where the time is omitted, then we show how we will change parameters as functions of time. Second, we give our numerical results. The third section gives an overview of the Birth-Immigration-Death process in non-autonomous environment, which can be used to formulate an analytical answer for the periodicity in simulations. We give, also, some results on the variance and extinction probability. Some conclusions are given in section four.

5.2 The model and main results

5.2.1 The construction of the model

Let us begin with the construction of the *SIRYX* model presented in Stollenwerk and Jansen (2003). We consider the following diagram



In any (closed of size N) population, the individuals are susceptible (S) to the meningococcal infection and so becomes infected/Carries (I), with a rate aSI/N and remains there for an average time $1/b$ and then they are removed (R), but before this transition we suppose that a mutation mechanism can happen at some rate m that's lead to another infection state of high pathogenicity (Y). The individuals in (Y) will infect the people in (S) at the rate dSY/N , this infection leads to a true meningitis disease, and at a rate aSY/N the elements in (S) go to (Y). We suppose that a $Y - S$ contact can lead to Y and I at the same rate m and that a proportion c of (R) will become (S). We suppose, also, that's like (I) individuals the (Y) individuals will be removed at the same rate b and by a rate e the (X) elements move to the (S) compartment. We can see the system as a coupled system with two *SIR* models and a relation between the infectious compartments.

We denote by the vector $Z_t = (S_t, I_t, R_t, Y_t, X_t) = ((S_t, I_t, R_t), (Y_t, X_t))$ the size of population in each compartment at time t . Let $n_1 = (s, i, r)$,

$n_2 = (y, x)$, $n = (n_1, n_2)$ and $p(t, n)$ be the probability to have $Z_t = n$. Denote by $(e_i)_{i=1}^5$ the canonical basis of \mathbb{R}^5 . The transition lows are as follows : from n we have

To	Prob
$n - e_1 + e_2$	$(a - m)si/N + msy/N$
$n - e_1 + e_4$	$msi/N + (a - m - d)sy/N$
$n - e_2 + e_3$	bi
$n - e_3 + e_1$	cr
$n - e_1 + e_5$	dsy/N
$n - e_4 + e_3$	by
$n - e_5 + e_1$	ex

and to n by the realizations

From	Prob
$n - e_2 + e_1$	$(a - m)(s + 1)(i - 1)/N + m(s + 1)y/N$
$n - e_4 + e_1$	$m(s + 1)i/N + (a - m - d)s(y - 1)/N$
$n - e_3 + e_2$	$b(i + 1)$
$n - e_1 + e_3$	$c(r + 1)$
$n - e_5 + e_1$	$d(s + 1)y/N$
$n - e_3 + e_4$	$b(y + 1)$
$n - e_1 + e_5$	$e(x + 1)$

with a little adjustment in the case when $i = 0$ or $y = 0$. Let $\mathcal{P}(n', n)$ be the transition probability from n to n' , so one can write the balance equation

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, n') = \sum_{n \neq n'} \mathcal{P}(n', n) p(t, n) - \left(\sum_{n \neq n'} \mathcal{P}(n', n) \right) p(t, n'). \quad (5.1)$$

Suppose that the first SIR system is approximated by a deterministic mechanism and it is near of the endemic point

$$n_1^* := (s^*, i^*, r^*) = \left(\frac{b}{a}N, \frac{c}{a} \left(\frac{a-b}{b+c} \right) N, \frac{b}{a} \left(\frac{a-b}{b+c} \right) N \right), \quad (5.2)$$

with the following relations

$$as^*i^*/N = cr^* = bi^*. \quad (5.3)$$

This assumption expresses the near-criticality point ; the asymptomatic disease is taken near the endemic (*SIR*) point.

In the table of the transition probabilities, we replace n_1 by n_1^* , so

To	Prob
$n - e_2$	ex
$n + e_2$	$ds^*y/N = dy$
$n + e_1$	$ms^*i^*/N + (a - m - d)s^*y/N = a_1 + a_2y$
$n - e_1$	by

Let $p(t, n_2)$ denote the probability to have $(Y_t, X_t) = n_2$, so

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} p(t, n_2) = & (a_1 + a_2(y - 1))p(t, n_2 - e_1) + b(y + 1)p(t, n_2 + e_1) \\ & + dyp(t, n_2 - e_2) + e(x + 1)p(t, n_2 + e_2) - (a_1 + a_2y + by + dy + ex)p(t, n_2) \end{aligned}$$

In all the next, we take $e = 0$ which describe a non feedback from (X) compartment to (S) compartment boosted by a real datum scale. We have $p(t, y) = \sum_{x \geq 0} p(t, y, x)$, so

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} p(t, y) = & (a_1 + a_2(y - 1))p(t, y - 1) + b(y + 1)p(t, y + 1) \\ & - (a_1 + a_2y + by)p(t, y), \end{aligned}$$

with

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, 0) = bp(t, 1) - a_1p(t, 0),$$

which coincides with a Birth (a_2) and death (b) process with immigration (a_1).

In Rhodes and Anderson (2008) a formula of the infectivity force is given by $8R\bar{\nu}\rho q/\pi$ where R is the radius with which an infected individual must encounter the disease, $\bar{\nu}$ is the average population's speed, ρ is the total population over the area used by this population and q is the transmission probability which may depend on time. In this paper we extend the mathematical construction given in Stollenwerk and Jansen (2003) for a constant environment to non-autonomous environment with some ergodicity character. So we suppose that $a = a(t)$, $b = b(t)$, $c = c(t)$, $d = d(t)$ and $m = m(t)$ and we shall write all functions as a constant (mean) times $E(t)$ and we suppose that $\bar{E} := \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t E(s)ds$ exists. So

$$a(t) = \bar{a}E(t), b(t) = \bar{b}E(t), c(t) = \bar{c}E(t), d(t) = \bar{d}E(t) \text{ and } m(t) = \bar{m}E(t). \quad (5.4)$$

The function E may be interpreted as the environment influence on the model's parameters, which supposed to have a periodic variations.

We take n_1^* to be the endemic equilibrium point of the deterministic (SIR) model with the means value parameters. Hence, we have the following set of parameters

$a_1(t)$	$[\bar{m}s^*i^*/N]E(t)$
$a_2(t)$	$[(\bar{a} - \bar{m} - \bar{d})s^*/N]E(t)$
$b(t)$	$\bar{b}E(t)$
$a_1(t)/a_2(t)$	$\bar{m}i^*/(\bar{a} - \bar{m} - \bar{d})$
$b(t)/a_2(t)$	$\bar{b}N/(\bar{a} - \bar{m} - \bar{d})s^*$
$c(t)$	$\bar{c}E(t)$
$d(t)$	$[\bar{d}s^*/N] * E(t)$

The environment function will be in the form

$$E(t) := \varepsilon \delta_{t \bmod(1) < 0.5} + 1 \delta_{0.5 < t \bmod(1) \leq 0.75} + \varepsilon \delta_{t \bmod(1) > 0.75}, \quad (5.5)$$

where ε is a small real number. The environment E describes three months of dray season favorites for the epidemic and nine months with no major effect of the disease. This must be a good representation of the environment influence for year-periodic disease.

5.2.2 Numerical Results

For numerical simulations, we take $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.0001$. Take $N = 1000$, the initial susceptible number is 800 and the initial infected number is taken to be 200. We choose $\varepsilon = 0.0001$. We take a day as an unit of time and we simulate three years. All means are taken for 50 iterations. We show S , I , R , Y and X populations, respectively, from the top to the bottom.

Presentation of tow realization of Z : In Fig.1 and Fig.2, we show two iterations of the Z process and one can see a periodic epidemic character. A positive change occurs in X when the Y and S populations are sufficient for reactions, this leads to reduce the S population. All other changes going with interaction rules. In Fig.2 one can see a repetition of peak in the X population every 8 to 12 years. In this case we simulate 24 years.

Mean of Z : In Fig.3 and Fig.4, we show the mean population of the process Z . In the first figure we change \bar{m} and \bar{d} by $100 * \bar{m}$ and $100 * \bar{d}$, respectively. This leads to remarkable changes in (Y, X) population : increasing with a great speed in a 'small time'. By looking to Fig.3 and keeping in mind the construction manner of the X population, one can describe the X -simulation end year.

Mean of Z near criticality : In Fig.5 and Fig.6, the first SIR system is maintained at the endemic point and we show the mean of the (Y, X)

process. Because of a positive flow in the direction of Y , this population serves as a reservoir for the X population. A periodic character is obtained. For Fig.5 we multiply \bar{m} and \bar{d} by 10.

5.3 Birth-Immigration-Death process for the approximation of the Y population

In this section we give an overview of the stochastic Birth-Death process with an immigration mechanism. This may explain the development of Y and then of X near criticality.

5.3.1 The moment generating function

The moment generating function of a birth-immigration-death process g with a birth rate a_2 , a death rate b and an immigration rate a_1 , satisfied the following PDE equation :

$$\frac{\partial g}{\partial t}(t, u) = (a_2(t)u - b(t))(u - 1)\frac{\partial g}{\partial u}(t, u) + a_1(t)(u - 1)g(t, u). \quad (5.6)$$

Suppose that $g(0, u) = 1$ and for any real time t

$$b(t)/a_2(t) = b, \quad a_1(t)/a_2(t) = a. \quad (5.7)$$

As in Horalek (1964), we have

$$g(t, u) = [1 + (1 - u) \int_0^t a_2(s) ds]^{-a} \delta_{b=1} + \left[\frac{(b - 1)e^{d(t)}}{u(1 - e^{d(t)}) - 1 + be^{d(t)}} \right]^a \delta_{b \neq 1}, \quad (5.8)$$

with $d(t) = (b - 1) \int_0^t a_2(s) ds$.

We assume that the mean of a_2 exists ; i.e $\frac{1}{t} \int_0^t a_2(s) ds \longrightarrow \bar{a}_2 > 0$ for large t , and so, $\frac{d(t)}{t} \longrightarrow (b - 1)\bar{a}_2$. This is the situation, for example, when the parameters are constants, periodic or generally follow an ergodic transition (in time) law.

5.3.2 The mean distribution

In this subsection we give the mean of a birth-immigration-death process. Let $y(t) = \mathbb{E}(Y_t)$ and . It's known that $y(t)$ is given by $\frac{\partial g}{\partial u}(t, u)$ evaluated at

$u = 1$. By (8), we have

$$y(t) = a \int_0^t a_2(s) ds \delta_{b=1} + \frac{a}{1-b} (e^{-d(t)} - 1) \delta_{b \neq 1}. \quad (5.9)$$

This equation show the periodicity of y in figures. For a large time, t , we can show that

$$y(t) \simeq a \bar{a}_2 t \delta_{b=1} + \frac{a}{1-b} (e^{(1-b)\bar{a}_2 t} - 1) \delta_{b \neq 1}. \quad (5.10)$$

By the same calculus, let $\sigma^2(t) = \text{var}(Y_t)$ be the variance of Y . Then $\sigma^2(t)$ is equal to $\frac{\partial^2 g}{\partial u^2}(t, u) + y(t) - y^2(t)$ evaluated at $u = 1$.

$$\sigma^2(t) = a \int_0^t a_2(s) ds \left[\int_0^t a_2(s) ds - 1 \right] \delta_{b=1} + \frac{a}{1-b} (e^{-d(t)} - 1) \left(\frac{1}{1-b} (e^{-d(t)} - 1) - 1 \right) \delta_{b \neq 1}. \quad (5.11)$$

So

$$\sigma^2(t) \simeq (a \bar{a}_2)^2 t^2 \delta_{b=1} + \frac{a}{1-b} (e^{(1-b)\bar{a}_2 t} - 1) \left[\frac{1}{1-b} (e^{(1-b)\bar{a}_2 t} - 1) - 1 \right] \delta_{b \neq 1}. \quad (5.12)$$

5.3.3 Some words on the extinction probability

The population Y either remains constant, increases, or decreases. Since there is always a positive immigration rate a_1 , the population will never become extinct. This subsection give an exact formula on the extinction probability. Let $\omega(t) = g(t, 0)$, then the extinction probability ω is given by $\omega = \lim_{t \rightarrow \infty} \omega(t)$. We have

$$\omega(t) = \left[1 + \int_0^t a_2(s) ds \right]^{-a} \delta_{b=1} + \left[\frac{(b-1)e^{d(t)}}{be^{d(t)} - 1} \right]^a \delta_{b \neq 1}. \quad (5.13)$$

By taking limit, we show

$$\omega(t) \simeq [1 + \bar{a}_2 t]^{-a} \delta_{b=1} + \left[\frac{(b-1)e^{(b-1)\bar{a}_2 t}}{be^{(b-1)\bar{a}_2 t} - 1} \right]^a \delta_{b \neq 1}. \quad (5.14)$$

We are now able to set the following two results.

$$\omega = 0 \delta_{b \leq 1} + \left[1 - \frac{1}{b} \right]^a \delta_{b > 1}. \quad (5.15)$$

If a is closed to 0, then

$$\omega = 1 \delta_{b \leq 1} + \left[1 - \frac{1}{b} \right] \delta_{b > 1}. \quad (5.16)$$

In this case b is called the basic reproduction number (in periodic environment) and the result in (3.11) it's well-known.

In our setting $a = \bar{m}i^*/(\bar{a} - \bar{m} - \bar{d})$ and $b = \bar{b}N/[\bar{a} - \bar{m} - \bar{d}]s^*$. Hence, b will be strictly greater than 1. We can say that the process is 'supercritical'. It's clear that the process it's exactly a birth-death process on the set $\{\bar{m} \simeq 0\}$. Moreover, $y(\infty) = a/(b - 1)$ and $\sigma^2(\infty) = ab/(1 - b)^2$. This must explain the last figure.

5.4 Conclusion

This paper shows numerically some fact of the use of a periodic environment parameters for the meningitis disease. Near criticality we show how the mean of the Y population changes numerically and then give some explications using the birth-immigration-death process.

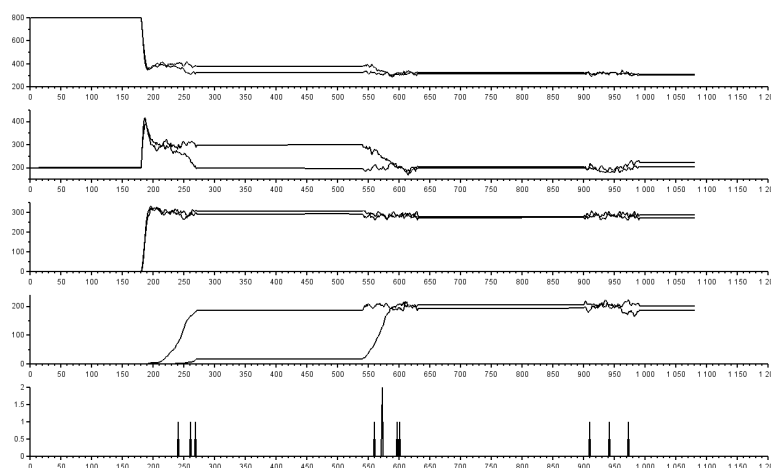


FIGURE 5.1 – Two realization of $Z = (S, I, R, Y, X)$ for 3 years. The parameters are : $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.0001$

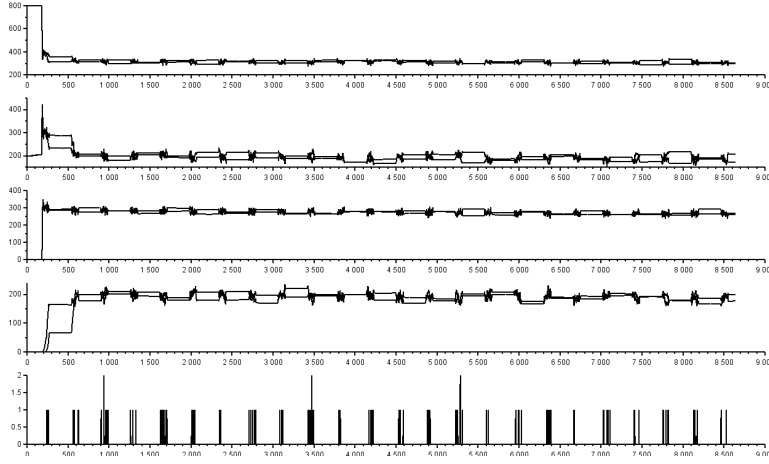


FIGURE 5.2 – Two realization of $Z = (S, I, R, Y, X)$ for 24 years. $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.0001$

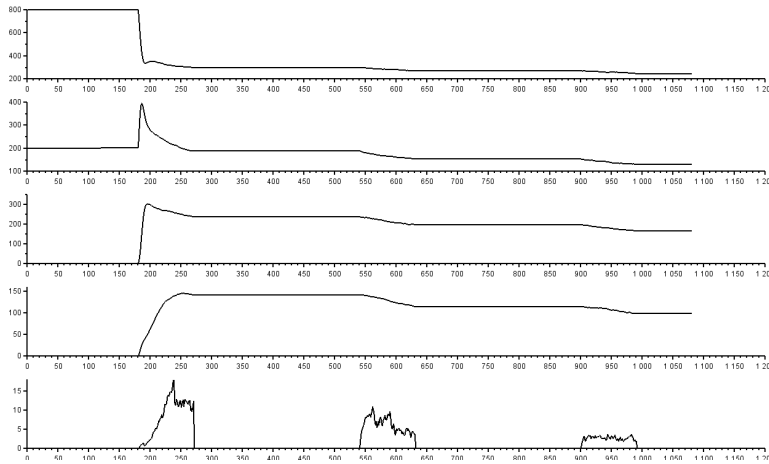


FIGURE 5.3 – The mean of $Z = (S, I, R, Y, X)$ for 3 years on 50 realizations. The parameters are : $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.01$. Other parameters are the same as Fig.1

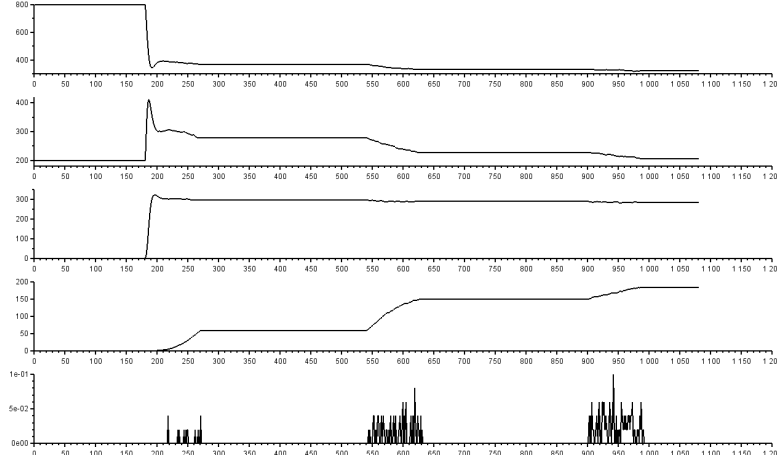


FIGURE 5.4 – The mean of $Z = (S, I, R, Y, X)$ for 3 years on 50 realizations. The parameters are : $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.0001$

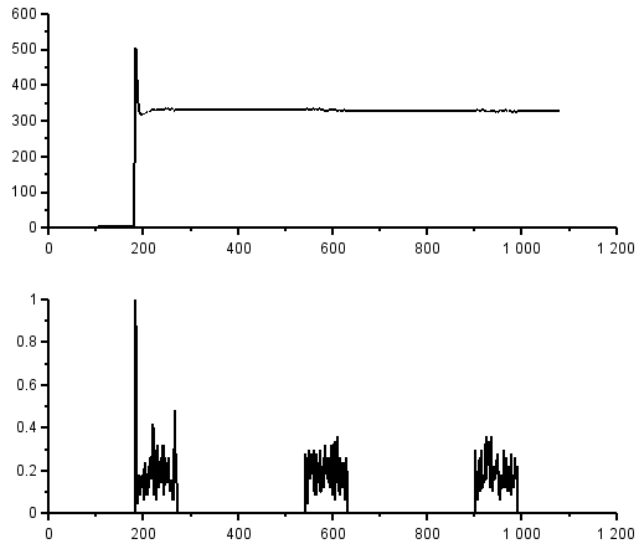


FIGURE 5.5 – The mean of (Y, X) for 3 years on 50 realizations and the first (SIR) near endemic point. The parameters are : $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.001$

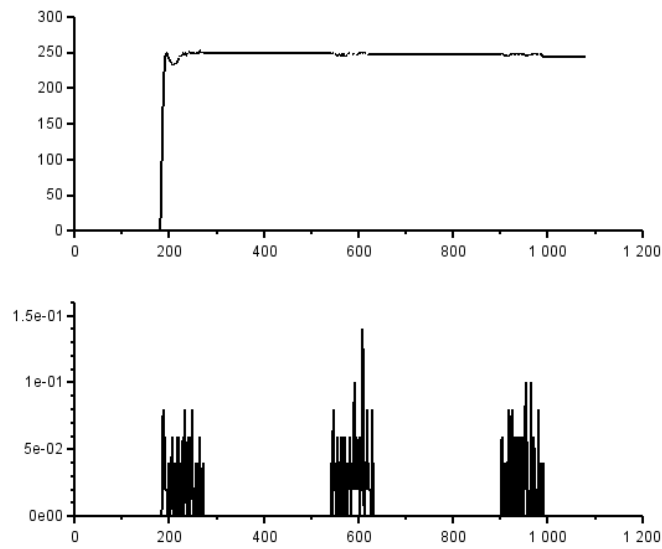


FIGURE 5.6 – The mean of (Y, X) for 3 years on 50 realizations and the first (SIR) near endemic point. The parameters are : $\bar{a} = 0.2$, $\bar{b} = \bar{c} = 0.1$ and $\bar{m} = \bar{d}/5 = 0.0001$

Bibliographie

- H. Amann, Ordinary Differential Equations : An Introduction to Nonlinear Analysis. W. de Gruyter Studies in Mathematics 13 Berlin. Translation of ‘Gewöhnliche Differentialgleichungen’ (1990)
- J. Arino, F. Brauer, P. Van den Driessche, J. Watmough, J. Wu, A final size relation for epidemic models. J. Math. Bio. and Eng. 4 (2007) 159-175
- Arnold L (1998) Random dynamical systems. Springer, Berlin
- Arnold L, Kloeden P (1989) Lyapunov exponents and rotation number of two-dimensional systems with telegraphic noise. SIAM J Appl Math 49 :1242-1274
- Arnold L, Wihstutz V (1986) Lyapunov exponents : a survey. In : Arnold L, Wihstutz V (eds) Lyapunov exponents, Lecture Notes in Mathematics 1186, Springer, Berlin :1-26
- J. R. Artalejo, A. Economou, M. J. Lopez-Herrero, Stochastic epidemic models with random environment : quasi-stationarity, extinction and final size. J. Math. Biol. 67 (2013) 799-831
- Athreya KB, Karlin S (1971) On branching processes with random environments : I Extinction probabilities. Ann Math Stat 42 :1499-1520
- Athreya KB, Ney PE (1972) Branching processes. Springer, Berlin
- Bacaër N (2007) Periodic matrix population models :growth rate, basic reproduction number and entropy. Bull. Math. Biol. 71 :1781-1792.
- Bacaër N (2011) A Short History of Mathematical Population Dynamics, Springer-Verlag London Limited 2011
- Bacaër N (2011) Le paramètre R_0 pour la dynamique des populations dans un environnement périodique. HDR Paris 6

- Bacaër N, Ait Dads EH (2011) Genealogy with seasonality, the basic reproduction number, and the influenza pandemic. *J Math Biol* 62 :741-762
- Bacaër N, Ait Dads EH (2012) On the biological interpretation of a definition for the parameter R_0 in periodic population models. *J Math Biol* 65 :601-621
- Bacaër N, Ait Dads E (2012) On the probability of extinction in a periodic environment. *J Math Biol*, doi :10.1007/s00285-012-0623-9
- Bacaër N, Guernaoui S (2006) The epidemic threshold of vector-borne diseases with seasonality. *J Math Biol* 53 :421-436
- Bacaër N, Khaladi M (2012) On the basic reproduction number in a random environment. *J Math Biol* 67 :1729–1739
- Bacaër N, Ed-Darraz A (2014) On linear birth-and-death processes in a random environment. *J Math Biol.* 69 (1) :73-90
- Bacaër N, Gomes M (2009) On the final size of epidemics with seasonality. *Bull. Math. Biol.* 71 (8) :1954-1966
- Ball F, Donnelly P (1995) Strong approximations for epidemic models. *Stoch Proc Applic* 55 :1-21
- Barreira L, Valls C (2008) Stability of nonautonomous differential equations. Springer, Berlin
- Benaïm M, Schreiber SJ (2009) Persistence of structured populations in random environments. *Theoret Popul Biol* 76 :19-34
- Berman A, Plemmons RJ (1994) Nonnegative matrices in the mathematical sciences. SIAM, Philadelphia
- Britton T, Lindholm M (2009) The early stage behaviour of a stochastic SIR epidemic with term-time forcing. *J Appl Probab* 46 :975-992
- Burlando L(1991) Monotonicity of spectral radius for positive operators on ordered Banach spaces. *Arch. Math* 56 :49-57 .
- Chueshov I (2002) Monotone random systems. Springer, Berlin
- Cogburn R, Torrez WC (1981) Birth and death processes with random environments in continuous time. *J Appl Probab* 18 :19-30.

- Dautray R, Lions JL (1984) Analyse mathématique et calcul numérique pour les sciences et les techniques. Masson, Paris
- Degla G (2008) An overview of semi-continuity results on the spectral radius and positivity. J Math Anal Appl 338 :101-110
- Diekmann O, Heesterbeek H, Britton T (2013) Mathematical tools for understanding infectious disease dynamics. Princeton University Press, Princeton
- Diekmann O, Heesterbeek JAP, Metz JAJ (1990) On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations. J Math Biol 28 :365-382
- Diekmann O, Heesterbeek H, Roberts M. G (2009) The construction of next-generation matrices for compartmental epidemic models. J. R. Soc. Interface J R Soc Interface, 7 : 873-885
- Dietz K, Heesterbeek J.A.P. (1996) : Some historical aspects of epidemic theory. Bulletin International Statistical Institute, 50th session contributed papers, 1, 282-283.
- Dublin LI, Lotka AJ (1925) On the true rate of natural increase. J Am Stat Assoc 20(151) :305-339
- Ed-Darraz A, Khaladi M (2015) On the final epidemic size in random environment, Math. Biosc 266 : 10–14.
- Furstenberg H, Kesten H (1960) Products of Random Matrices. Ann. Math. Statist. 31 (2) :457-469
- García-Pando CP, Thomson MC, Stanton MC, Diggle PJ, Hopson T, Pandya R, Miller RL, Hugonnet S (2014) Meningitis and climate : from science to practice, Earth Perspectives : 1-14.
- Gaver DP, Jacobs PA, Latouche G (1984) Birth-and-death models in randomly changing environments. Adv Appl Probab 16 :715-731
- H. Ge, D.Q. Jiang, M. Qian, Reversibility and entropy production of inhomogeneous Markov chains. J. Appl Probab 43 (2006) 1028-1043
- Ginsberg L(2004) Difficult and recurrent meningitis, Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry. 75 Suppl 1 : 1-21.

- Gray A, Greenhalgh D, Mao X, Pan J (2012) The SIS epidemic model with Markovian switching. *J. Math. Anal. Appl.* 394 :496-516
- Haccou P, Jagers P, Vatutin VA (2005) Branching processes : variation, growth, and extinction of populations. Cambridge University Press, Cambridge
- Hernandez-Suarez C, Rabinovich J, Hernandez K (2012) The long-run distribution of births across environments under environmental stochasticity and its use in the calculation of unconditional life-history parameters. *Theor Popul Biol* 82 :264-274
- Hethcote HW (1976) Qualitative analyses of communicable disease models. *Math. Biosci.* 28 :335-356
- Hillion A (1986) Les théories mathématiques des populations. Presses Universitaires de France, Paris
- Horalek V(1964) On some types of nonhomogeneous birth-immigration-death processes, *Aplikace matematiky*, Vol. 9, No. 6 : 421-434.
- R. Höpfner, Y. Kutoyants, Estimating discontinuous periodic signals in a time inhomogeneous diffusion. *Stat. Inference Stoch. Process* 13 (2010) 193-230
- Inaba H (2012) The malthusian parameter and R_0 for heterogeneous population in periodic environments. *Math. Bio. and Eng.* :313-346
- Inaba H (2012) On a new perspective of the basic reproduction number in heterogeneous environments. *J Math Biol.* 65(2) :309-48
- Jagers P (1987) Branching process in periodic environment
- Kaplan N (1973) A continuous time Markov branching model with random environments. *Adv Appl Probab* 5 :37-54
- Kaplan N (1974) Some results about multidimensional branching processes with random environments. *Ann Probab* 2 :441-455
- Keeling M, Rohani P (2008) Modeling Infectious Diseases in Humans and Animals. Princeton University press.
- Kendall DG (1948) On the generalised 'birth-and-death' process. *Ann Math Statist* 19 :1-15

- Klein B, Macdonald PDM (1980) The multitype continuous-time Markov Branching process in a periodic environment. *Adv. Appl. Prob.* 12 : 81-93
- Kress R (1999) *Linear integral equations*. 2nd edn. Springer, New York
- Lewontin RC, Cohen D (1969) On population growth in a randomly varying environment. *Proc Natl Acad Sci USA* 62 :1056-1060
- Lloyd AL (2001) Realistic Distributions of Infectious Periods in Epidemic Models : Changing Patterns of Persistence and Dynamics. *Theor Pop Bio* 60 : 59-71
- Lawley SD, Mattingly JC, Reed MC (2013) Sensitivity to switching rates in stochastically switched ODES DOI : 10.4310/CMS.2014.v12.n7.a9
- Marek I (1970) Frobenius theory of positive operators : Comparison theorems and applications. *SIAM J. Appl. Math.* 19 :607-628
- Metz JAJ, Diekmann O(1986) *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*. Lecture Notes in Biomathematics, Springer
- Meyn S, Tweedie R (1993) *Markov chains and stochastic stability*. Springer, Berlin
- Ostrowski AM (1964) Positive matrices and functional analysis, in *Recent advances in Matrix theory*. H. Schneider, ed., University of Wisconsin Press, Madison, Wis. :81-101.
- Pardoux E (2008) *Markov processes and applications*. Wiley, Chichester
- Pascual M, Dobson A (2005) Seasonal Patterns of Infectious Diseases, *PLoS Med* 2 : e2,e5 :18-20.
- Rhodes CJ and Anderson RM(2008) Contact rate calculation for a basic epidemic model, *Math. Bio.*, 216 : 56–62.
- Roberts MG, Heesterbeek JAP (2013) Characterizing the next-generation matrix and basic reproduction number in ecological epidemiology. *J. Math. Biol.* (2013) 66 :1045-1064
- Ross R (1911) *The Prevention of Malaria*. John Murray, London.
- Sawashima I (1964) on spectral properties of some positive operators. *Nat. Sci. Report Ochanomizu Univ.*, 15 : 53-64

- Saez-Llorens X, McCracken GH (2003) Bacterial meningitis in children, *Lancet* 361 (9375) : 2139-48.
- Slatkin M (1978) The population dynamics in a Markovian environment. *Ecology* (the Ecological Society of America), 59(2) :249-256
- Seneta E (2006) *Non-negative Matrices and Markov Chains*. Springer, New York.
- Hal L. Smith, Paul Waltman (2008) *The Theory of the Chemostat Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge Studies in Mathematical Biology.
- Stollenwerk N, Jansen VAA (2003) Meningitis, pathogenicity near criticality : the epidemiology of meningococcal disease as a model for accidental pathogens, *J. of Theor. Bio.* 222 : 347-359.
- Thieme HR (1984) Renewal theorems for linear periodic Volterra integral equations. *J. Int Equat* 7 : 253-277
- Thieme HR (1984) Spectral bound and reproduction number for infinite-dimensional population structure and time heterogeneity. *J. Appl. Math.* 70 (1) :253-277
- Tuljapurkar S (1990) *Population dynamics in variable environments*. Lecture Notes in Biomathematics No. 85, New York, New York/Berlin, Germany, Federal Republic of, Springer Verlag
- Varga RS (1962) *Matrix Iterative Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- P. van den Driessch, James Watmough (2002) Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission. *M. Biosci.* 180 : 29-48
- Wang W, Zhao X-Q (2008) Threshold Dynamics for Compartmental Epidemic Models in Periodic Environments. *J Dyn Diff Equat.* 20 :699-717
- Yechiali U (1973) A queuing-type birth-and-death process defined on a continuous-time Markov chain. *Operations Research* 21 :604-609